COLUMBIA LIBRARIES OFFSITE
HEALTH SCIENCES STANDARD
HX64104133
QP481 .N13 Der Lichtsinn augenl
RECAP

QP481 N13

Columbia University
in the City of New York
College of Physicians and Surgeons
Library

GIFT OF
FREDERICK S. LEE

Frederic S. Lee.

Der

Lichtsinn augenloser Tiere.

Eine biologische Studie

von

Dr. Wilibald A. Nagel,
Privatdocent der Physiologie in Freiburg i. Br.

Mit 3 Figuren im Text.

Jena
Verlag von Gustav Fischer.
1896.

QP481
N13

Inhalt.

I. „Sehen ohne Augen", ein Vortrag.

II. Versuche über den Lichtsinn augenloser Tiere

1. Acephalen
2. Gastropoden
3. Würmer
4. Arthropoden
5. Amphioxus lanceolatus
6. Protisten (Referate).

III. Zusätze

1. Lichtempfindlichkeit und Lichtempfindung
2. Kann der Schatten, die „Negation des Lichtes" als Reiz wirken?
3. Die Organe des Lichtsinnes augenloser Tiere
4. Raphael Dubois's Theorie der Sinnesempfindungen in ihrer Anwendung auf die „dermatoptische Funktion".
5. Die Bedeutung des lichtbrechenden Apparates in niederen Augenformen.

IV. Litteraturverzeichnis.

Der Lichtsinn augenloser Tiere.

Die Lichtempfindlichkeit augenloser Organismen ist in den letzten Jahrzehnten wiederholt Gegenstand eingehender Untersuchung gewesen, und zwar sowohl von seiten der Botaniker, wie auch, namentlich neuerdings, von seiten der Zoologen. Diese Lichtempfindlichkeit stellt in der That ein in mehrfacher Hinsicht höchst interessantes Problem dar, welches die einzelnen Autoren, die sich damit beschäftigten, von recht verschiedenen Standpunkten ins Auge gefasst haben.

Jacques Loeb besonders war es, der die Wirkung des Lichtes als Richtungsreiz für Tiere untersuchte und darauf ausging, zu zeigen, dass die Orientierung der Tiere gegen eine Lichtquelle nach den gleichen Gesetzen erfolge, wie bei den Pflanzen, dass mit anderen Worten der tierische Heliotropismus mit dem pflanzlichen identisch sei.

Mich hat seit längerer Zeit eine andere, der eben berührten gewissermassen entgegengesetzte Seite des Problems gefesselt, nämlich die Lichtempfindlichkeit, soweit sie durch das den Tieren so recht eigentümliche, den Pflanzen gegenüber unterscheidende Organsystem, das Nervensystem, vermittelt wird. Während es einerseits feststeht, dass zahlreiche Gewebe nicht-nervöser Natur gegen Licht in merklichem Grade empfindlich sind (ja in gewissem Maasse vielleicht alle lebendige Substanz), so

unterliegt es auf der anderen Seite keinem Zweifel, dass das Nervengewebe, bei welchem sich die aller lebendigen Substanz zukommende Eigenschaft der Reizbarkeit zur höchsten Vollkommenheit und zur eigentlich spezifischen Eigenschaft entwickelt hat, den Reaktionen der mit diesem Gewebe versehenen Geschöpfe ein Gepräge giebt, welches den Lichtreizwirkungen bei nervenlosen Geschöpfen, den Pflanzen, abgeht. Es gilt dies vor allem dann, wenn bei dem Tiere sich bestimmte Nervengebilde an die Aufnahme des Lichtreizes und an die Reaktion auf denselben spezifisch angepasst haben, wenn, wie man es auszudrücken pflegt, spezifische Organe des Lichtsinnes vorhanden sind.

Wenn eine Pflanze sich im Laufe von Wochen, Tagen oder Stunden langsam gegen das Licht krümmt, unter dem Einflusse des Lichtes ihre Blattstellung oder Färbung ändert, so sind das Reaktionen, die mit den urplötzlich, fast momentan eintretenden Reaktionsbewegungen, mit welchen gewisse augenlose Tiere auf eine Helligkeitsschwankung antworten, nicht in eine Reihe zu stellen sind.

Es ist nun allerdings zu beachten, dass neben den rasch eintretenden, offenbar durch das Nervensystem vermittelten Reaktionen bei Tieren auch solche Reaktionen sehr häufig vorkommen, welche den erwähnten pflanzlichen Reaktionen durchaus an die Seite zu stellen sind. Sie spielen sich wohl in der Mehrzahl der Fälle ohne Mitwirkung des Nervensystems ab. Ihre Abgrenzung gegen die eigentlich nervösen Reaktionen bietet selten Schwierigkeiten. Neben der funktionellen Reizung kommen übrigens häufig noch nutritive und formative Reizungsvorgänge in Betracht. Derartige Vorgänge, wie beispiels-

weise die Veränderungen in der von elektrischem Lichte bestrahlten menschlichen Haut, wird man nun aber nicht als Aeusserungen eines Lichtsinnes bezeichnen, ebensowenig wie die phototropischen Reizkrümmungen bei Pflanzen oder die Beeinflussung von Zellteilungsvorgängen durch das Licht. Ganz scharf sind natürlich die Grenzen nicht, wie das ja in der Natur der Sache liegt.

In dem vorliegenden Schriftchen habe ich, wie der Titel andeutet, eingehender nur solche Fälle behandelt, in welchen die Erscheinungen der Lichtempfindlichkeit sich unstreitig als Aeusserungen eines wirklichen Lichtsinnes darstellen. Grenzfälle, in denen die Berechtigung der Bezeichnung „Lichtsinn" zweifelhaft erscheinen kann (Lichtempfindlichkeit der Protisten), habe ich nur gestreift. Wie ich derartige Fälle auffassen zu müssen glaube, habe ich an anderen Orten verschiedentlich zum Ausdrucke gebracht.

Die Erscheinungen des Heliotropismus und der Lichtempfindlichkeit der Pflanzen habe ich gänzlich beiseite gelassen.

Was die Einteilung des Stoffes in der vorliegenden Abhandlung betrifft, so beabsichtigte ich mit dem Abschnitte I, dem Vortrage über „Sehen ohne Augen", eine nicht allzuweit ins Einzelne gehende Uebersicht über das in Rede stehende Thatsachenmaterial und die mannigfaltigen sich daran anknüpfenden Fragen zu geben. Der Abschnitt II ist bestimmt, zu meinen früheren kurzen Mitteilungen, sowie zu dem in Abschnitt I Gesagten den Beleg durch Beschreibung meiner Versuchsergebnisse, der Versuchsanordnungen und der dabei getroffenen Vorsichtsmaassregeln zum Schutze gegen Täuschungen zu geben.

Besonders notwendig erschien mir dies, nachdem ähnliche, aber etwas ungenau mitgeteilte Versuchsergebnisse einiger früherer Autoren kürzlich durch eine scharfe Kritik vonseiten eines exakt arbeitenden Forschers diskreditiert worden waren, welcher sich in diesem Falle offenbar durch eine etwas einseitige Betrachtungsweise und ungeeignete Versuchsanordnung hatte irreführen lassen.

Der Abschnitt III endlich enthält die nähere Ausführung einiger im Texte des Abschnittes I berührter Fragen, welche, gleich wie der Inhalt des Abschnittes II, aus der zusammenhängenden Darstellung aus rein formalen Gründen herausgezogen und gesondert besprochen sind, um jene nicht zu sehr zu zersplittern und schwerfällig zu machen.

In dem Litteraturverzeichnisse habe ich bezüglich der Litteratur über den Lichtsinn augenloser Tiere möglichste Vollständigkeit zu erzielen gesucht. Trotzdem mag mir einzelnes entgangen sein, namentlich etwaige gelegentliche Bemerkungen, die auf unsere Frage Bezug haben könnten. Litteratur über Lichtempfindlichkeit höherer Pflanzen habe ich nicht angeführt, von Schriften über niedere Augenformen nur vereinzeltes und zwar vorzugsweise solche Abhandlungen, in denen weitere Litteraturangaben zu finden sind.

Ein paar einleitende Worte möchte ich noch speziell dem Abschnitt I vorausschicken. Die darin enthaltenen Erörterungen über die Definition der Begriffe „Sehen“ und „Augen“ wird der eine oder der andere vielleicht sophistisch finden, um so mehr, als ich selbst schliesslich auf die Aufstellung präziser Definitionen von allgemeiner

Giltigkeit verzichten muss. Ich glaube, dass diese Erörterungen trotzdem nicht als unnötig bezeichnet werden dürften. Es bildete vielmehr mit einen Hauptzweck der vorliegenden Publikation, an einem konkreten Beispiele einmal auf eine Gattung von Schwierigkeiten hinzuweisen, wie sie sich vergleichend physiologischen Untersuchungen so vielfach in den Weg stellen; der vergleichende Physiologe, zum Anschluss an die viel weiter vorgeschrittene Physiologie des Menschen und der höheren Tiere gezwungen, sieht sich in der Uebertragung der hier giltigen Begriffe und Namen auf die Physiologie niederer Tiere oft zu einer mehr oder weniger willkürlichen Erweiterung der Begriffe genötigt. Von denjenigen, denen die vergleichende Anatomie und Physiologie und damit auch der Kampf mit jenen Schwierigkeiten ferner liegen, wird ihm dann leicht der Vorwurf gemacht, die feststehenden Definitionen missachtet zu haben.

Die bei der vergleichenden Methode unvermeidlichen Erweiterungen und Abänderungen der Begriffe für die einzelnen Organe und Funktionen bilden aber auch eine ergiebige Quelle für Meinungsverschiedenheiten unter den vergleichenden Anatomen und Physiologen selbst. Es sind das freilich oft nur rein formale Fragen der Bezeichnungsweise; dass aber auch solche zu heftigen Ausfällen Anlass geben können, dafür liefert die Litteratur Beweise genug.

I.

„Sehen ohne Augen".

Ein Vortrag.

M. H. „Sehen ohne Augen" ist ein Paradoxon. „Sehen" und „Auge" sind zwei Begriffe, die in so enger Beziehung zu einander stehen, dass man fast sagen möchte, man brauche den einen zur Definition des anderen. Zweifellos ist, dass ein Auge, das nicht zum Sehen gebraucht werden kann, wert- und zwecklos ist. Es kommt daher ein solches auch nur als pathologisches Vorkommnis oder als in Rückbildung begriffenes Organ zur Beobachtung. Doch pflegt man es dann immer noch ein „Auge" zu nennen.

Kann man nun andererseits von der Funktion des Sehens bei einem Geschöpfe reden, welches der Augen ermangelt? Einzelne Autoren haben es behauptet, andere aufs entschiedenste bestritten.

Ausser Diskussion steht heutzutage die Frage, ob der Mensch mittelst anderer Teile als der Augen sehen könne.

Es war nicht immer so. Nicht umsonst hat in seinem berühmten Handbuche der Physiologie[46]) Johannes

Müller drei Seiten dieser Frage gewidmet. Damals, wie heute noch, tauchten von Zeit zu Zeit Personen auf, die, von einem wunderthätigen Geiste beseelt, neben allerhand sonstigen verblüffenden Dingen auch das Kunststück fertig brachten, bei fest geschlossenen Augen einen Brief zu lesen, bloss dadurch, dass sie denselben auf die Haut ihrer Stirne, ihrer Herzgrube, oder welchen Körperteil sie nun bevorzugen mochten, auflegten.

War nun auch manches von dem, was jene Somnambulen in ihrem schlafartigen Zustande der staunenden und gläubigen Menge zu sehen gaben, natürlich und nicht von ihrem Willen abhängig — Erscheinungen, die wir jetzt zum Gebiete der Hypnose zählen — jenes Brieflesen mit der Haut war Betrug.

Als die Wissenschaft sich längst auf diesen von J. Müller mit Entschiedenheit vertretenen Standpunkt gestellt hatte, untersuchte man noch, ob, wenn auch das distinkte Sehen geformter Bilder, wie der Buchstaben, mittelst der Haut undenkbar war, die Haut nicht wenigstens die Fähigkeit besitze, hell und dunkel zu unterscheiden, ob sie also nicht vielleicht Sitz eines, wenn auch noch so schwach entwickelten Lichtsinnes sei. Namentlich dachte man daran, dass bei Blinden, deren Hautsinne bekanntlich in vikariierendem Eintreten für das fehlende Sehvermögen eine hochgradige Verfeinerung zeigen können, Lichtperception durch die Haut stattfinden möchte. Das Resultat war negativ. Die Blinden empfanden wohl das Wärmende im Lichtstrahl, nicht aber die Helligkeit. Am Sehen ohne Augen blieb, so weit es den Menschen betraf, auch nicht ein Körnchen Wahres.

Aber J. Müller war schon weiter gegangen. Die Widerlegung der Märchen vom Hautsehen der Som-

nambulen war ihm nur ein Glied in der Beweisführung dafür, dass alle die Angaben, die schon zu seiner Zeit über Sehvermögen augenloser Tiere vorlagen, irrtümlich seien und in der Verkennung eines wichtigen physiologischen Grundgesetzes, dem zuerst von Müller zur allgemeinen Anerkennung gebrachten Gesetze von den spezifischen Sinnesenergien ihren Grund haben sollten.

Seit Joh. Müllers Zeiten sind unsere Kenntnisse hinsichtlich des hier behandelten Gegenstandes sowohl durch vergleichend anatomische, wie durch experimentell-physiologische Beobachtungen derart bereichert worden, dass es sich wohl lohnt, den Gegenstand einmal zusammenfassend zu betrachten und namentlich zu überlegen, ob das „Sehen ohne Augen" noch immer etwas nach physiologischen Begriffen so ganz unmögliches und unbedingt zu verwerfendes sei.

Was ist denn eigentlich der Grund dafür, dass uns „Sehen ohne Augen" als etwas so fremdartiges, um nicht zu sagen unwahrscheinliches erscheint?*) Ist es nur deshalb, weil wir wissen, dass der Mensch ohne Augen, durch die blosse Empfindlichkeit seiner Haut nicht zu sehen vermag und es darum fraglich erscheinen kann,

---

*) In gleicher Weise unsympathisch ist es uns (zum mindesten kann ich das von mir behaupten), die Wahrnehmung chemischer Reize bei gewissen Tieren als „Schmecken" zu bezeichnen, wenn sie durch ein weit vom Munde entferntes Sinnesorgan, etwa gar am hinteren Körperende, vermittelt wird. Es verknüpft sich mit dem Begriffe „Schmecken" gar zu leicht der Gedanke an die Prüfung der Nahrungsstoffe durch den Geschmackssinn. Man kann nicht sagen, dass dieser Zusammenhang ein notwendiger sei, aber das Anthropomorphisieren liegt dem Menschen ausserordentlich nahe, und wenn genaue Ueberlegung auch zeigt, dass „Schmecken mit der Haut" nichts in sich selbst unmögliches ist — es werden dabei doch viele stutzen und darin eine etwas gezwungene Anwendung des Wortes Schmecken finden.

ob Tieren eine derartige Fähigkeit zugeschrieben werden könne? Oder liegt im Begriffe „Sehen“ etwas, was die Nervenendapparate in der Haut der Tiere ein für allemal ungeeignet zur Ausübung jener Funktion erscheinen lässt?

Die letztere Anschauung, deren Konsequenz es ist, dass es keine Geschöpfe geben kann, die ohne Augen sehen, ist wiederholt ausgesprochen worden, und mit ihr werden wir uns im folgenden auseinanderzusetzen haben.

Es fragt sich zu allererst: was ist denn „Sehen“, und was sind denn „Augen“? Es ist das keineswegs so leicht zu beantworten, wie man auf den ersten Blick wohl denken möchte, da es doch Begriffe sind, die wir tagtäglich gebrauchen. Gerade dies ist nämlich der Umstand, auf dem die Schwierigkeit der Definition jener Begriffe beruht. Der vorliegende Fall ist zugleich ein typisches Beispiel für eine gewisse Gattung von Schwierigkeiten, denen die vergleichende Anatomie und Physiologie allerorts begegnet und die sie sich selbst zu schaffen oft gezwungen ist, Schwierigkeiten nämlich, die dadurch entstehen, dass der vergleichende Anatom die Organe und Funktionen der Tiere mit Namen benennt, die der Anatomie und Physiologie eines anderen Wesens, des Menschen, entlehnt sind. Das geht nun solange wohl an, als es sich um Tiere handelt, die in ihrer Organisation dem Menschen einigermassen nahe stehen, wie die Affen und allenfalls noch die anderen Säugetiere, wo die Verhältnisse in mannigfacher Hinsicht sehr wohl vergleichbar und ähnlich sind.

Nun vergleicht man aber wieder die Organe und Funktionen dieser Tiere mit denjenigen von Tieren einer niedigeren Stufe und benennt sie nach Möglichkeit immer noch mit gleichem Namen. So fährt man fort, durch die

ganze Tierreihe hinab, indem dabei naturgemäss, wie bei jeder Vergleichung, von den charakteristischen Merkmalen und Eigenschaften eines Organes oder einer Funktion jedesmal etwas nachgelassen, der Begriff also erweitert und verallgemeinert wird. Die Endglieder einer solchen, durch die vergleichende Methode entstehenden Reihe pflegen dann nur noch die vagsten Vergleichspunkte zu zeigen, gleichwohl aber einen und denselben Namen zu führen. So haben wir die Augen des Blutegels und niederer Würmer neben denen des Menschen, die „Leber" der Krebse, die „Speicheldrüsen" der Insekten neben den entsprechenden Organen des Menschen, das „Gehirn" der Schnecken, Fische u. s. f. Die Beispiele liessen sich beliebig häufen. —

Es soll dies in keiner Weise ein Vorwurf für die Methode der vergleichenden Anatomie sein, ist doch der angegebene Weg der einzige, der bleibt, wenn man eine zu endloser Verwirrung führende Neubildung von Namen für die Organe aller verschiedenen Tierfamilien vermeiden will. Der Grund, warum ich diesen Gegenstand hier überhaupt berühre, liegt am Tage: der Begriff „Auge" ist gerade ein klassisches Beispiel dafür, wieviel von den Eigenschaften, die einem Organe als wichtig zugeschrieben werden können, unter Umständen von der vergleichenden Anatomie aus der Reihe der notwendigen Merkmale gestrichen werden, unter Beibehaltung des Namens jenes Organes. Ich werde unten noch Gelegenheit haben, zu zeigen, wie sehr der Begriff des Auges in der vergleichenden Betrachtung verschwimmt und gleichsam unter der Hand zerfliesst.

Noch grösser aber ist die Unsicherheit der Definition für den Begriff Sehen. Lässt sich wissenschaftlichen Be-

griffen, wie Gehirn, Leber etc., noch allenfalls eine wissenschaftlich brauchbare Definition aufzwingen, so ist das mit Worten, die uns das tägliche Leben alle Augenblicke, noch dazu in verschiedenen Bedeutungen, benutzen lässt, fast unmöglich geworden. Was er unter Sehen zu verstehen hat, glaubt jeder genau zu wissen; sieht man aber zu, ob sich der Begriff zu einer wissenschaftlich brauchbaren Definition gestalten lässt, so sieht es damit schlimm aus. Der Begriff wird thatsächlich erstens sehr unbestimmt gefasst und zweitens werden ihm von dem Einen Eigenschaften beigelegt, die von Anderen als unwesentlich bezeichnet werden*).

Die hauptsächlichste Alternative ist die, ob man schon die blosse Unterscheidungsfähigkeit für hell

*) Max Schultze beginnt eine Abhandlung (Ueber die Nervenendigung in der Netzhaut des Auges bei Menschen und bei Tieren. Sitzungs.-Ber. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde, Bonn, 3. Mai 1869) mit den Worten: „Sehen ist Umwandlung derjenigen Bewegung, auf welcher das Licht beruht, in eine andere Bewegung, welche wir Nervenleitung nennen".

A. v. Gräfe stellte zu Anfang seiner Vorlesung über physiologische Optik, (wie ich aus einem nachgeschriebenen Manuskripte meines Vaters ersehe), die Definition auf: „Sehen heisst, die Empfindung des Leuchtenden haben", um dieselbe im weiteren Verlaufe dahin zu ergänzen und zu modifizieren, dass „das Sehen in engerem Sinne als Ausdruck der Funktion des Sinnes, als die Perception der optischen, auf der Netzhaut entstehenden Bilder aufzufassen sei".

Nicht ohne Interesse ist es, zu sehen, wie der ausserhalb der Biologie Stehende das „Sehen" definiert. Eine derartige Definition finden wir in einem Urteilsspruch des Reichsgerichtes (vom 6. März 1895), der anlässlich einer durch Verletzung herbeigeführten Sehstörung gefällt wurde. Es heisst dort: „Der Verlust des Sehvermögens ist anzunehmen, wenn das Auge zwar noch für Lichteindrücke empfänglich, das Unterscheidungsvermögen oder die Fähigkeit, äussere Gegenstände wahrzunehmen, jedoch erloschen ist".

und dunkel als Sehvermögen bezeichnen soll, oder ob dazu nötig ist, dass die Formen der Objekte unterschieden werden können. Ersterenfalls würde schon ein einfaches, lichtempfindliches Sinnesepithelium ohne weitere Hilfsapparate als Sehwerkzeug funktionieren können, letzterenfalls müsste, wie leicht ersichtlich, das lichtpercipierende Sinnesepithel mit einem dioptrischen Apparate kombiniert sein, der es bewirkte, dass räumlich getrennte Punkte sich auf dem Sinnesepithel auch räumlich getrennt abbilden und somit ihren durch die Lichtwellen vermittelten Eindruck in verschiedenen percipierenden Nervenelementen zur Geltung kommen lassen.

Beide Anschauungen finden sich in der Litteratur wiederholt vertreten. Es ist nicht meine Absicht, hier für eine der beiden Ansichten entscheidende Beweise zu liefern, ich halte das überhaupt für unmöglich. Unscharfe Begriffsbildung ist, wie ich schon oben erwähnte, ein Fehler, den die vergleichende Anatomie und Physiologie in vielen Fällen nicht vermeiden kann. Wie der morphologische Begriff der tierischen Art sich nicht in den Rahmen einer streng giltigen und bis ins Einzelne gehenden Definition zwängen lässt, ebensowenig lassen sich viele physiologische Begriffe so definieren, dass sie auf das gesammte Tierreich passen und doch noch genügend präcise gefasst sind, um von der betreffenden Funktion sowohl in ihrem Vorkommen bei höheren, wie bei niederen Tieren die wesentlichen Merkmale zu umfassen. Das Sehen des Menschen ist etwas anderes als das Sehen des Blutegels, in seine Definition gehören Merkmale, die bei jenem nicht zutreffen. Das hindert nicht, beide Arten von Sinnesthätigkeit mit dem gleichen Namen zu benennen.

Das Sehen hat sich entwickelt, wie sich die Tierwelt überhaupt entwickelt hat, vom Einfachen zum Komplizierten. Einige Einzelheiten aus diesem Entwicklungsgange werden uns im folgenden beschäftigen. Wenn ich dabei auf den Versuch einer präcisen Definition des Begriffes Sehen verzichten und die Schwierigkeit dieser Begriffsbildung nur konstatieren muss, ohne sie in allgemein giltiger Weise lösen zu wollen, so können wir doch andererseits gewisse Kriterien allgemeiner Art dafür aufstellen, in welchen Fällen man eine Reaktion eines Tieres auf eine Lichtwirkung als Sehen sicher bezeichnen kann und in welchen nicht.

Auch über das Mindestmass von Leistung, welches wir von einem lichtempfindlichen Sinnesorgane verlangen müssen, um es unbedingt ein Sehorgan zu nennen, können wir wenigstens einiges aussagen. Auf diese Punkte werde ich unten an geeigneter Stelle zurückkommen.

Es wird nun weiterhin von Wichtigkeit sein, festzustellen, ob man denn darüber, was man ein Auge nennen soll, genügend klar ist, um in den später zu besprechenden Fällen, wo man von „Sehen ohne Augen" redet, bestimmt versichern zu können, dass hier Augen nicht vorhanden sind. Da zeigt sich denn die erfreuliche Thatsache, dass von Sinnesorganen, deren Bau man genau kennt, nur ganz vereinzelte*) Anlass zu dem Zweifel geben können, ob man sie wohl Augen nennen sollte. Speziell bezüglich derjenigen Tiere, von welchen hier die

*) Zweifel sind geäussert worden u. a. bezüglich der Augen von Pekten durch O. Schmidt (Handbuch der vergleichenden Anatomie), der übrigens keine andere mögliche Annahme bezüglich der Funktion erwähnt, ferner durch Sharp[70]), der diese Organe für Leuchtorgane hält. Der Merk-

Rede sein wird, darf es als vollkommen sichergestellt gelten, dass sie kein Sinnesorgan besitzen, das auch nur im entferntesten Anspruch auf die Bezeichnung eines Auges machen dürfte. Man hat wohl früher bei einzelnen derselben, z. B. bei gewissen Muscheln, Augen beschrieben, offenbar unter dem Eindruck der hochgradigen Lichtempfindlichkeit dieser Tiere, die man sich nicht ohne die Gegenwart von Augen möglich denken konnte. Neuere Untersuchungen aber haben gezeigt, dass diese sogenannten Augen, wie sie z. B. Will[78]) bei vielen Muschelarten beschrieben hat, in Wahrheit gar nicht existieren, sondern auf groben, kaum begreiflichen Täuschungen beruhen.

Was gehört denn zu einem Auge? Welche Merkmale lassen es die Morphologen der neueren Zeit so übereinstimmend beurteilen, ob ein Sinnesorgan ein Auge ist? Vergleichen wir zur Beantwortung dieser Frage einmal die Augen einiger Tiere miteinander, und wir werden sehen, was als gemeinsames übrig bleibt.

Am bekanntesten ist der Bau des Sehorganes der höheren Wirbeltiere und des Menschen. Dasselbe ist paarig angelegt, in zwei Höhlungen des Schädels liegen die annähernd kugelförmigen Augäpfel, durch Lider geschützt und durch Muskeln beweglich. Der Augapfel ist aus mehreren concentrisch übereinanderliegenden Häuten gebildet, deren innerste die zum Sehen wichtigste ist, die

---

würdigkeit halber sei hier noch angeführt, dass Patten[54]) dieselben Gebilde, wie auch die Augen von Chiton und Onchidium, für „heliophage Organe" erklärt, welche dem Tiere möglichst viel von der Energie des Sonnenlichtes zuführen sollen. Chun[5]) hat neuerdings nachgewiesen, dass die früher sogenannten Bauchaugen von Euphausia und einigen verwandten Tiefseecrustaceen in Wahrheit phosphorescierende Leuchtorgane sind.

Nervenhaut oder Netzhaut. Sie enthält, mosaikartig angeordnet, die eigentlichen lichtempfindenden Elemente, die Stäbchen und Zapfen, welche durch die Fasern des Sehnerven mit dem Sehcentrum im Gehirn in Verbindung stehen. Eine bikonvexe Linse, die halbkugelig gekrümmte, durchsichtige Hornhaut und der Glaskörper im Inneren des Auges wirken zusammen, um das einfallende Licht zu sammeln, zu brechen und nach physikalischen Gesetzen auf der Netzhaut ein verkleinertes umgekehrtes Bild der vor dem Auge befindlichen Gegenstände zu erzeugen. Ein ringförmiges Diaphragma von veränderlichem Durchmesser reguliert die einfallende Lichtmenge, Muskeln im Innern des Auges verändern die Krümmung der Linse je nach Bedarf, so dass nahe und ferne Objekte sich gleichscharf auf der Netzhaut abbilden können.

Diese Beschreibung passt in der Hauptsache auf die Augen der meisten Wirbeltiere, ja in den wesentlichsten Punkten auch noch auf diejenigen mancher Wirbellosen, z. B. einzelner Tintenfische.

Nehmen wir aber einmal die Augen eines Krebses oder Insektes: fast in keinem einzigen Punkte ist es dem Wirbeltierauge ähnlich. Keine Linse, kein Glaskörper, keine Muskeln, kein Diaphragma, ja nicht einmal eine richtige Netzhaut ist vorhanden, die Bilderzeugung findet nach einem ganz anderen Prinzip statt.

Betrachten wir vollends die Augen der Blutegel, so finden wir kaum mehr irgend eine Aehnlichkeit mit dem Wirbeltierauge. In der Zahl von 8 bis 10 sitzen sie am Vorderrande des Kopfes. Sie bestehen aus einer schwarzen Pigmentmasse, die becherförmig in die Haut eingesenkt ist und im Inneren eine Anzahl glasheller Kugeln enthält, zwischen denen etliche Nervenfasern frei endigen.

Wir haben hier also ein Analogon allenfalls für den Glaskörper des Wirbeltierauges und eine Pigmentschicht, aber keine Linse, keine Hornhaut, Diaphragma, Muskeln, ja auch die Netzhaut fehlt völlig, da man die nicht zahlreichen frei auslaufenden Nervenfasern unmöglich eine Netzhaut nennen kann.

Die Glaskörpermasse kann, selbst wenn sie, wie es vorkommt, kugelig vorquillt, kein oder wenigstens kein irgendwie scharfes Bild der umgebenden Objekte entwerfen. Entstünde aber auch ein solches, so fehlte doch die erste Bedingung für die Wahrnehmung des optischen Bildes, eine flächenhaft ausgebreitete Netzhaut mit einer Mosaik von Nervenendigungen.

Es ist mir nicht bekannt, dass irgend jemand die Berechtigung der Benennung „Augen“ für die eben beschriebenen Sinnesorgane der Egel bestritten hat*). Wollte man also von Sehen nur dann sprechen, wenn das betreffende Tier im stande ist, ein optisches Abbild der umgebenden Gegenstände zu percipieren, so ständen wir hier vor der eigentümlichen Thatsache, dass es Tiere mit Augen gäbe, die nicht sehen könnten. Das aber können wir allenfalls bei den Augen einer Hysterischen, also in einem pathologischen Falle, gelten lassen, nicht jedoch bei den Augen einer ganzen Tierklasse. Was hier für den Blutegel gesagt ist, gilt noch für eine

*) J. Ranke[60]) hat dieselben als „Uebergangssinnesorgane“ zwischen Tast- und Sehwerkzeugen bezeichnet, ohne indessen, wie mir scheint, damit leugnen zu wollen, dass sie als Augen bezeichnet werden können. Nur dass sie den typischen Hautsinnesorganen der Haut des Egels morphologisch nahe stehen, betont der genannte Autor; ausserdem knüpft er daran die Vermutung, es möchte „die Gesichtsempfindung des Egels noch etwas von der Tastempfindung an sich tragen“; dies entzieht sich natürlich der Diskussion.

Menge anderer niederer Tiere, auf deren einfache Augenformen ich hier nicht weiter eingehen will, um so mehr, als ich auf einzelne derselben unten in anderem Zusammenhange zurückzukommen haben werde.

In Kürze sei dagegen hier angeführt, was man der vergleichenden Betrachtung der Augen in dem gesamten Tierreich entnehmen kann.

Die Augen sind Sinnesorgane, welche zumeist in kleiner Anzahl (öfters aber auch in grosser Zahl) vorhanden sind, gewöhnlich (aber keineswegs immer) am Kopfe sitzen, gewöhnlich (aber keineswegs immer) Pigment und eine stark lichtbrechende Substanz in verschiedener Form enthalten und stets von einem Nerven, dem Sehnerven versorgt werden. Das einzige, was stets wiederkehrt, ist, wie man sieht, der Sehnerv, der aber an und für sich durch nichts sich als Sehnerv verrät, da er sich von andern Nerven nicht unterscheidet. Nun treten allerdings die anderen soeben angeführten Bestandteile des Auges doch bei der grössten Mehrzahl aller Augen auf, so dass sie als nahezu regelmässige Bestandteile des Auges gelten können, so namentlich das Pigment (das nur den Albinos, also Missbildungen, fehlt) und der lichtbrechende Körper, der meines Wissens nur einem Teile der Molluskenaugen abgeht. Dass übrigens der lichtbrechende Apparat, entsprechend seiner mannigfaltigen Gestaltung, auch in den einzelnen Fällen sehr verschiedenartige Bedeutung besitzt und dass speziell das Vorhandensein eines solchen noch nicht die Befähigung zum Wahrnehmen von Formen bedeutet, davon wird unten noch zu sprechen sein.

Wir unterbrechen hier zunächst einmal die theoretischen Erörterungen über die Bedingungen des Sehens, um einiges von den thatsächlichen Erscheinungen und Beobachtungen kennen zu lernen, welche überhaupt den Anlass zu der Frage gegeben haben, ob man bei augenlosen Tieren von einem „Sehen", oder doch wenigstens von einem „Lichtsinne" sprechen dürfe.

Wenn man eine gewöhnliche Weinbergs- oder Gartenschnecke (Helix pomatia oder H. hortensis) einige Zeit völlig ungestört umherkriechen lässt, und dann plötzlich, natürlich unter Vermeidung jedes Geräusches oder Luftzuges, einen Schatten auf sie fallen lässt, so pflegt das Tier heftig zu erschrecken, was sich darin äussert, das alle vier Fühler plötzlich eingezogen werden und der Kopf ein wenig zurückzuckt. Ja, oft zieht sich das Tier mit einem Ruck und unter zischendem Geräusche fast ganz in seine Schale zurück.

Hieran wäre nun zunächst noch nichts Auffallendes, da ich bisher angenommen habe, dass die Schnecke unverletzt sei, also noch ihre zwei Augen besitze, welche bekanntlich als kleine schwarze Pünktchen an der Spitze des längeren Fühlerpaares sitzen. Die Schnecke konnte einfach den schattenwerfenden Gegenstand gesehen haben, gesehen im vollen Sinne des Wortes, denn die Augen, mit Linse und wohlentwickelter Netzhaut versehen, erscheinen zur Wahrnehmung von Gegenständen, ja auch zur Erkennung der Form innerhalb gewisser Grenzen, recht wohl geeignet.

Das Bemerkenswerte ist nun aber, dass die beschriebene höchst lebhafte und charakteristische Reaktion noch fast eben so deutlich und plötzlich eintritt, wenn man das Tier einige Zeit (Minuten,

Stunden, oder Tage) vor dem Versuche seiner Augen beraubt hat. Dies kann man sehr leicht und ohne tiefergreifende Schädigung des Tieres durch Abschneiden der Fühlerenden mit samt den dort sitzenden Augen bewerkstelligen. Die Wunde schliesst sich sofort und vernarbt in kürzester Frist, das Tier lässt sich auch leicht veranlassen (am besten durch einen feinen lauen Sprühregen), wieder umherzukriechen.

Auch wenn man beide Fühlerpaare dicht über ihrer Basis abgeschnitten und dadurch die Schnecke ihrer wichtigsten Sinnesorgane beraubt hat, besitzt sie noch immer die Fähigkeit, den Helligkeitswechsel wahrzunehmen und darauf zu reagieren.

Die Organe dieser Wahrnehmung sind also nicht, oder jedenfalls nicht allein die Augen, sondern die Haut des Körpers, bezw. die grosse Zahl darin verteilter Nervenendorgane (Flemmingsche Zellen), ist lichtempfindlich, oder, wie man in diesem Falle geneigt sein könnte zu sagen, schattenempfindlich.

Ein anderes Beispiel: Die Auster besitzt, wie Untersuchungen noch aus den letzten Jahren gezeigt haben, nichts, was einem Auge auch nur von ferne ähnlich sieht. Hat sie ihre Schalen geöffnet, so tritt zwischen denselben der freie Rand jener als „Mantel“ bezeichneten Membran hervor, welche die Schalen von innen auskleidet und dieselben auch durch ihre kalkhaltigen, erstarrenden Ausscheidungen gebildet hat. Dieser Mantelrand enthält in grosser Menge Nervenendgebilde, welche mit den vorerwähnten in der Schneckenhaut viel Aehnlichkeit haben Nirgends aber sind dieselben zu einem besonderen Sinnesorgane zusammengehäuft, auch von lichtbrechenden

Körpern oder die Sinneszellen umschliessendem Pigmentmantel ist nichts zu bemerken. Das Tier hat also keine Augen, selbst wenn man die bescheidensten Ansprüche an solche machen wollte.

Gleichwohl reagiert auch die Auster in charakteristischer Weise auf den Wechsel von Licht und Schatten. Es ist nur notwendig, dass sie vorher mehrere Stunden absolut ungestört geblieben ist. Lässt man dann aber ganz vorsichtig den Schatten der Hand oder eines Buches auf den Behälter fallen, in dem sich die Austern befinden, so klappen mit einem Male sämtliche Austern ihre Schalen zu. Dies geschieht mit solcher Sicherheit und Präcision, dass an Zufall nicht zu denken ist.

Ganz ähnlich wie die Auster verhält sich übrigens unsere einheimische gewöhnliche Malermuschel (Unio pictorum), welche ebenfalls keine Augen besitzt und überhaupt ähnliche anatomische Verhältnisse hinsichtlich des Mantelrandes darbietet wie die Auster.

Noch auffallender zeigt sich die Beschattungsreaktion bei manchen anderen ebenfalls augenlosen Muscheln, mit welchen ich in der zoologischen Station in Neapel zu experimentieren Gelegenheit hatte, z. B. bei verschiedenen Arten der Gattungen Cardium und Venus. Diese gehören zu den sogenannten siphoniaten Muscheln, bei denen der Mantel, der auch hier die Schalen von innen auskleidet, sich in zwei mehr oder weniger lange häutige Röhren, die sog. Siphonen, fortsetzt. Letztere sind wieder reich mit den schon erwähnten von Flemming[17]) entdeckten Nervenendorganen ausgestattet und sind in hohem Grade kontraktile und retraktile Gebilde.

Trifft ein Schatten eine solche Muschel, die nach längerer ungestörter Ruhe ihre Siphonen entfaltet und

ausgestreckt hat, so zucken dieselben blitzschnell, ihre Oeffnung schliesst sich und die ganzen Siphonen werden stark verkürzt.

Gleichzeitig pflegt die Muschel ihre Schalen ganz oder teilweise zu schliessen, ja die Venusmuschel ist so empfindlich und furchtsam, dass sie oft, wenn ein Schatten auf sie fällt, durch eine Bewegung ihres im Sande vergrabenen muskulösen Fusses unter den Augen des Beobachters urplötzlich im Sande versinkt.

Bei allen diesen Muscheln reicht zuweilen schon ein ganz leichter, kaum sichtbarer Schatten aus, um die Reaktion hervorzurufen. Wenn ich Herzmuscheln in einem grossen Glase auf meinem Arbeitstische vor mir stehen hatte und ganz ungestört liess, bemerkte ich einigemale, dass die Tiere sämtlich ihre Siphonen schlossen, sowie ein vor die Sonne tretendes Wölkchen die Helligkeit im Zimmer plötzlich verminderte.

Von einer anderen Muschel, der Bohrmuschel (Pholas dactylus) berichtet R. Dubois[9, 11]), dass sie ihre Siphonen verkürzte, wenn er Tabaksrauch neben ihrem Behälter vorbeiblies, wodurch eine leichte Beschattung entstand.

Die Fälle, von denen ich bis jetzt gesprochen habe, sind lauter solche, in welchen die plötzliche Beschattung, also Verminderung der Helligkeit, wirksam war. Aber die bisher angeführten Tiere, sowohl Schnecken wie Muscheln, reagieren auch auf plötzliche Zunahme der Helligkeit mit bestimmten Bewegungen, freilich in anderer Weise, als auf Beschattung. Die Bewegungen sind weit schwächer und weniger auffallend als die Beschattungsreaktionen, aber hinreichend, um zu beweisen, dass auch ein Lichtwechsel im Sinne der Zunahme der Helligkeit

empfunden wird. Ich will hier die Verschiedenheit des Benehmens in den beiden Fällen nicht beschreiben, sondern statt dessen lieber über einige Beispiele berichten, wo augenlose Tiere besonders stark und deutlich auf Beleuchtung reagieren.

Sehr bekannt ist das z. B. von dem Regenwurm, dessen Lichtempfindlichkeit durch Darwin[6]) bekannt wurde (entdeckt wohl von Hoffmeister[29]). Wenn ein Regenwurm im Dunkeln oder Halbdunkeln den vorderen Teil seines Körpers aus seinem Loche herausstreckt und man ihn jetzt mit einer Laterne plötzlich beleuchtet, zuckt er schnell zurück.

Ich mache ausdrücklich darauf aufmerksam, dass solche Versuche, welche die Lichtwahrnehmung bei augenlosen Tieren beweisen sollen, stets mittelst diffusen Lichtes, nicht etwa der direkten Bestrahlung der Sonne oder einer sonstigen intensiven Lichtquelle angestellt sein müssen, wenn sie Beweiskraft haben sollen. In manchen Fällen ist es zweckmässig, die wärmenden Strahlen vorher durch Alaunlösung zu beseitigen, um sicher zu sein, dass man nicht die Wärmewirkung des Lichtstrahles, sondern den Effekt der leuchtenden Strahlen prüft. Die meisten der hier erwähnten Beleuchtungsversuche gelingen auch mit künstlichem Lichte, wenn auch hier die Reaktion weit schwächer zu sein pflegt, als bei zerstreutem Tageslicht.

Auch unter den Muscheln giebt es solche, welche in sehr hohem Grade lichtempfindlich sind. Z. B. die Sandmuschel (Psammobia vespertina), die auf Beschattung sehr wenig reagiert, zieht ihre Siphonen, zwei lange milchweisse Röhren, lebhaft zurück, sowie man sie beleuchtet. Maassgebend für die Reaktion ist nicht die ab-

solute Helligkeit, sondern der Uebergang von einer geringeren zu einer grösseren Helligkeit.

Am meisten gesichert vor jeglicher Erschütterung der Tiere während des Versuches ist man, wenn man die Beleuchtung durch Drehung eines entfernt stehenden Spiegels bewirkt. Bequemer erreicht man aber die Helligkeitszunahme durch vorsichtiges Wegziehen eines beschattenden Schirmes. Hat man ein Gefäss mit Sandmuscheln eine Zeit lang mit einem undurchsichtigen Deckel bedeckt stehen lassen, so strecken die Tiere ihre Siphonen lang aus. Nimmt man jetzt den Deckel vorsichtig ab, so verkürzen sich nach einer Latenzzeit von 1 bis 2 Sekunden die Siphonen stark, selbst wenn nur die mässige Helligkeit einer vom Fenster abgekehrten Zimmerecke den Lichtreiz lieferte.

Ist die Helligkeit und die augenblickliche Empfindlichkeit der Tiere (die etwas wechselt) gross genug, so verschwinden die Siphonen vollständig und einzelne besonders lebhafte Exemplare suchen sich dem Lichte dadurch zu entziehen, dass sie ihren muskulösen Fuss lebhaft ausstossen, wodurch sie ein Stück weit fortgeschnellt werden.

Aehnlich machen es die langgestreckten Schwertmuscheln (Solen ensis und S. siliqua).

Bei den Sandmuscheln kann man auch zeigen, dass die Strahlen vom stärker brechbaren, violetten Ende des Spektrums, die chemisch wirksamen Strahlen, die stärkere Reizwirkung ausüben. Die Wirkung des Lichtes wird fast vollständig aufgehoben, wenn man es, ehe es die Muschel trifft, eine rote Rubinglasscheibe passieren lässt. Eine dunkelblaue Lösung von Ammoniumkupfersulfat

aber, die für unser Auge eher stärker verdunkelt als die rote Scheibe, schwächt die Lichtreizwirkung kaum ab, eben deshalb, weil sie die chemisch wirksamen Strahlen durchlässt. Alaunlösung, welche die ultraroten Strahlen absorbiert, schwächt die Reizwirkung des Lichtes, wie nach dem vorigen Versuche zu erwarten, nicht ab. Diese Unterschiede der verschiedenen Strahlen in ihrer Wirkung auf die Hautsinnesepithelien niederer Tiere verdienten näher untersucht zu werden.

Ich kann übrigens hier gleich bemerken, dass nicht bei allen Tieren in gleicher Weise die kurzwelligen Lichter an Wirksamkeit prävalieren. Zum Beispiel von den niedersten Geschöpfen, den einzelligen Protisten, reagieren manche umgekehrt, indem für sie das Maximum der Reizwirkung in Gelb liegt.

Ein besonders interessantes Verhalten zeigt das von Engelmann[15]) entdeckte und wegen seiner Lichtempfindlichkeit sogenannte Bacterium photometricum, welches eine ganz bestimmte Stelle im Ultrarot des Sonnenspektrums aufsucht. Freilich ist hier schwer zu sagen, ob diese Geschöpfe einem bestimmten Reize nachgehen, der an dieser Stelle des Spektrums besonders stark auf sie einwirkt, oder ob sie diese Stelle per exclusionem finden, indem ein im übrigen Spektrum für sie vorhandener abstossender Reiz an dieser Stelle am schwächsten wirkt oder ganz fehlt.

Die „Vorliebe“ mancher Tiere für bestimmte Teile des Spektrums, sowie auch die Thatsache, dass ein Teil der augenlosen Tiere die Zunahme der Helligkeit unangenehm zu empfinden scheint, ein anderer Teil aber mehr

durch die Beschattung beunruhigt wird, geben zu denken. Diese Thatsachen sind dadurch besonders interessant, weil sie stets in Beziehung zu den Lebensgewohnheiten der betreffenden Tiere stehen.

Die Licht- und Schattenempfindlichkeit ist in den meisten, wo nicht in allen Fällen, keine zufällige, gleichgiltige Eigenschaft der Hautnervenendigungen, sondern sie ist zweckmässig, dem Tiere nützlich und wird von demselben verwertet. Freilich kennen wir noch nicht überall den Zweck dieser Empfindlichkeit im einzelnen, aber wir durchschauen ihn doch schon in vielen Fällen.

Die hochgradige Lichtempfindlichkeit der Sandmuschel z. B. hat zur Folge, dass, wenn dieses Tier sich in einem Behälter befindet, dessen Boden mit Sand bedeckt ist, die Muschel sich augenblicklich in diesen eingräbt, sowie der Raum auch nur mässig erhellt ist. Auch hält sie sich andauernd im Sande versteckt. Sie muss also wohl aus irgend einem Grunde auf dieses zurückgezogene Leben angewiesen sein (s. u.), und ihr Lichtsinn dient ihr dazu, es sofort zu bemerken, wenn sie durch einen Zufall aus dem schützenden Sande heraus an die Oberfläche gebracht worden ist.

Umgekehrt vergraben sich diejenigen Muscheln, welche wir vorhin schattenempfindlich fanden, z. B. Venus und Cardium, nicht vollständig, sondern der obere Teil der Schalen samt den Siphonen ragt frei ins Wasser hinein. Die Auster und manche andere schattenempfindliche Muscheln halten sich sogar ganz frei im Wasser, ohne schützende Sanddecke, auf. Diese Tiere scheuen also nicht die Helligkeit.

Wozu aber dient ihnen nun die Schattenempfindlichkeit? — Wer das Benehmen dieser Muscheln und anderer

schattenempfindlicher Tiere beobachtet hat, muss zu der Ueberzeugung kommen, dass diesen Tieren der plötzlich erscheinende Schatten den Eindruck eines nahenden Feindes oder einer sonstigen drohenden Gefahr macht.

In der That sind die zarten, weichhäutigen Siphonen Angriffen von Raubtieren (Fischen und Krebsen u. dergl.) in hohem Maasse ausgesetzt, sie würden ohne weiteres abgefressen werden, wenn das Tier nicht die Fähigkeit hätte, die drohende Gefahr rechtzeitig zu bemerken. Blosse Tastreizbarkeit würde hierzu nicht ausreichen, denn der vom Maule eines Fisches oder der Schere eines Krebses ergriffene Sipho würde schon fast sicher dem Untergange geweiht sein, und wenn er sich jetzt erst zurückziehen wollte, würde das in vielen Fällen wenig mehrnützen.

Wirksamer schon ist der Schutz, den ein empfindliches Wahrnehmungsvermögen für Erschütterung, sei es des Bodens, sei es des Wassers, dem Tiere bietet. In der That reagieren auch die hier in Betracht kommenden Tiere namentlich auf Erschütterung des Bodens prompt durch Rückzug ihrer verletzbaren Teile.

Am wertvollsten, weil auf die grösste Entfernung hin wirksam, muss dagegen der Schutz sein, den das Tier aus Wahrnehmungen gewinnt, die durch das Licht vermittelt werden. Dabei ist noch besonders zu bedenken, dass, weil die Muscheln (und andere schattenempfindliche Tiere) sich fast stets am Grunde der Gewässer aufhalten, besonders günstige Bedingungen für die Wahrnehmung des Angreifers gegeben sind, da dieser in den meisten Fällen schon merkliche Zeit, ehe er das Tier erreicht, zwischen dieses und die Lichtquelle wird treten müssen.

Die Sandmuschel, die zeitlebens im Sande verborgen liegt, ist Gefahren weit weniger ausgesetzt, daher hat sich auch bei ihr die Fähigkeit, auf Schatten zu reagieren, lange nicht in dem Maasse ausgebildet, wie bei jenen anderen Tieren. Wenn man auf die in einem Glasgefäss mit Wasser liegende Sandmuschel einen Schatten fallen lässt, reagiert sie entweder gar nicht, oder sie zeigt durch eine ganz schwache unbestimmte Bewegung, dass sie den Helligkeitswechsel wahrgenommen hat, aber sie erschrickt nicht, der Schatten erscheint ihr nicht gefahrdrohend.

Umgekehrt hat die Herzmuschel, die sich nie ganz im Sande verbirgt, keinen Grund, das Licht zu fliehen, wohl aber vor dem Schatten zu erschrecken.

Ich will nicht unterlassen, zu bemerken, dass ich mich damit, dass ich bei jenen Muscheln von „Erschrecken“ spreche und sie überhaupt als „beseelt“ betrachte, in einen bewussten Gegensatz zu gewissen Biologen der neueren Zeit stelle, welche ganz besonders „wissenschaftlich“ zu verfahren glauben, wenn sie die sog. niederen Tiere als Reflexmaschinen von einem uns vollständig verständlichen Bau hinstellen, nur um nicht von der „Seele“ jener Tiere sprechen zu müssen, einem Begriffe, der ihnen stets anthropomorphistische und mystische Ideen vorauszusetzen scheint.

So interessant nun die Frage des Anfanges psychischen Lebens in der Tierreihe ist, so kann ich sie doch naturgemäss an dieser Stelle nicht eingehend erörtern. Ich muss mich auf einige wenige Worte beschränken.

Man kann bei niederen Tieren von psychischen Prozessen reden, ohne ihnen einen Menschengeist zuzuschreiben.

Auch dualistische Grundgedanken brauchen sich an die Verwendung jenes Ausdruckes keineswegs zu knüpfen. Ich bin weit entfernt, anzunehmen, dass eine Seele, neben den bekannten physikalischen und chemischen Ursachen für die physiologischen Veränderungen im Körper, als eine besondere Ursache, als ein Spiritus rector in das körperliche Geschehen eingreifen könne. Für eben so falsch und für praktisch verhängnisvoller halte ich es aber, die Sache so darzustellen, als ob alle Handlungen und Reaktionen niederer Tiere sich als einfache Reflexe auffassen liessen. Das ist nur richtig, wenn man den Begriff des Reflexes in einer ganz unstatthaften und unzweckmässigen Weise verallgemeinert und verwässert.

Wir finden auch bei den wirbellosen Tieren, und den im engeren Sinne wohl sogenannten „niederen Tieren“ nicht selten Reaktionen, welche eine so complicierte Verknüpfung zwischen dem primären Vorgange der Sinneserregung und dem schliesslichen Reizerfolge zeigen, dass der Name Reflex hier schlechterdings nicht passt. Sie unterscheiden sich von dem wahren Reflex vor allem durch eine eigenartige Association mit den Residuen früher abgelaufener Sinneserregungen, durch eine gewisse Verwertung früher gemachter Erfahrungen.

Beim Menschen nennt man dies Gedächtnis, und es ist üblich geworden, diese und andere Bezeichnungen der Psychologie auch auf Tiere anzuwenden. Es ist auch kein Grund einzusehen, warum man Vorgänge bei Tieren, die sich nach dem Schema bestimmter, von psychischen Parallelvorgängen begleiteter, Vorgänge beim Menschen abspielen, nicht per analogiam nach diesen benennen sollte, natürlich ohne jede Hypothese über Vorhandensein eines psychischen, „metaphysischen“ Parallelvorganges

beim Tiere, oder gar über dessen Identität mit dem uns aus der inneren Erfahrung bekannten psychischen Vorgang in der Menschenseele. Auch Hypothesen über die Natur der tierischen Empfindung und über das Bewusstsein können (und sollten) dabei durchaus beiseite gelassen werden.

Eine angeborene, vererbte Anpassung werden wir es nennen müssen, wenn von den genannten Muscheln die eine Art auf Beschattung, die andere auf Belichtung motorisch reagiert. Die Struktur des reizaufnehmenden und reagierenden Apparates, die Art der Erregbarkeit der peripheren, wie der centralen Nervenelemente können wir uns so beschaffen denken, dass eben in dem einen Falle diese, im anderen jene Art von Reaktion mit Notwendigkeit eintreten muss.

Das auffallendste an den Beschattungsreaktionen ist nun aber die Art, wie sich die Tiere an öfter wiederholte Reize gewöhnen.

Ich lasse beispielsweise den Schatten eines Bleistiftes über die ausgestreckten Siphonen einer Herzmuschel hinstreifen. — Sie schliesst blitzschnell die Siphonen.

Ich warte einige Minuten und wiederhole den Versuch. — Jetzt schliesst die Muschel ihre Siphonen nicht mehr, sondern es zucken nur die Ränder derselben ein wenig zusammen.

Ich warte wieder einige Minuten, und wiederhole den Versuch zum drittenmale, und jetzt bleibt jede Reaktion aus. Nun kann ich aber auch den Grad der Verdunklung um das hundertfache steigern, indem ich als schattenwerfenden Körper statt des Bleistiftes ein Buch oder ein grosses Stück Karton verwende: Trotzdem bleibt die

Muschel regungslos, der Schatten geniert sie in keiner Weise.

Noch auffallender ist die Erscheinung bei der Auster und unserer Malermuschel. Wenn diese einmal durch einen Schatten erschreckt worden sind, dann bleibt jede weitere Beschattung ohne Erfolg. Erst wenn eine Stunde oder mehr seit dem ersten Versuche ohne Störung verflossen ist, sind die Muscheln wieder für den Schattenreiz empfänglich.

Wieder andere Tiere, darunter ebenfalls verschiedene Muschelarten, sind weniger leicht an den Reiz zu gewöhnen. Die Beschattung ist bei ihnen mehreremale hintereinander von Erfolg.

Ich glaube es wird mir jeder zugeben, dass das Ausbleiben der Reaktion nach einem einzigen Versuche bei der Auster, nach zwei bis drei Versuchen bei den anderen Mollusken, keine Ermüdungserscheinung in gewöhnlichem Sinne des Wortes sein kann.

Es ist vielmehr eine sehr rasche Gewöhnung an den Reiz, anders ausgedrückt, eine Hemmung der durch den Schattenreiz angeregten motorischen Reaktion durch die Nachwirkung schon abgelaufener Erregungsvorgänge.

Der Schatten bedeutet, wie erwähnt, für das Tier eine drohende Gefahr. Vor dieser Gefahr sucht sich das Tier im allgemeinen durch die Reaktionsbewegung zu schützen. Je nach der Intensität des Reizes, also nach dem Grade der Verdunklung, schliesst die Muschel nur ihre Siphonen, um das Eindringen eines fremden Körpers zu verhindern, oder sie schliesst die Schalen und begiebt sich auf den Rückzug.

Wenn nun aber der Schatten ein- oder mehreremale eingewirkt hat, ohne dass sich daran ein wirklicher An-

griff auf die Sicherheit des Tieres, oder auch nur ein starker mechanischer Reiz, ein Stoss oder eine Wasserströmung, wie sie ein heranschwimmender Feind erzeugt, angeschlossen hätte, unterlässt das Tier jegliche Reaktionsbewegung.

Es liegt in dieser Reaktion etwas, was der Belichtungsreaktion vieler Tiere, z. B. auch der Sandmuschel, abgeht. Wenn diese sich unter dem Einflusse hellen Lichtes zusammenzieht, so kann dies der Ausdruck eines ganz unbestimmten Zustandes der Belästigung (man spricht wohl auch von „Unlustgefühl") sein, analog demjenigen, der entsteht, wenn man das Tier mit einer Säure begiesst. Bei der Schattenreaktion aber liegt die Sache insofern anders, als der Zustand der Beschattung dem Tiere keineswegs lästig ist, wenn er einmal besteht. Es ist nur das Eintreten dieses Zustandes, welches reizt. Ein solches Verhalten des Tieres hat nur dann einen Sinn, wenn in den äusseren Lebensbedingungen Umstände gegeben sind, derentwegen der Sinnesapparat der Muschel diese Anpassung erfuhr. Solch einen Umstand werden wir ja nun ohne Zweifel in der Gefährdung der Siphonen durch räuberische Feinde finden dürfen. Man wird also diese Reaktionen der Muschel auch als Aeusserung eines „Schutzinstinktes" oder „Fluchtinstinktes" bezeichnen können, nur möge man nicht glauben, damit, dass man von Instinkt spricht, einen prinzipiellen Gegensatz gegen die, wie man sich etwas inkorrekt ausdrückt, von der Psyche „beeinflussten" oder „hervorgerufenen" Handlungen höherer Tiere statuieren zu können.

Als Beispiele von lichtempfindlichen augenlosen Tieren habe ich bisher vorzugsweise Weichtiere, Muscheln und Schnecken gewählt, muss aber gleich hinzufügen, dass das Sehen ohne Augen sehr verbreitet ist, und in allen Klassen des Tierreichs vorkommt.

Wir finden es sehr ausgeprägt schon bei den niedersten Lebewesen, den einzelligen Protisten, den Infusorien, Algen und Bakterien [13—15] [28] [24] [76] [77]. Sogar Schattenempfindlichkeit kommt hier vor, wie Engelmann [15] entdeckt hat, der Forscher, dem wir eine Menge der interessantesten Beobachtungen über die Reizwirkung des Lichtes bei Protisten verdanken, auf welche einzugehen ich mir hier leider versagen muss.

Unter den Schwämmen kennt man wenigstens Larvenformen, die auf Licht reagieren*). Aeusserst lichtempfindlich sind einige Seeanemonen [3] [16] (Actinien), doch reagieren sie, soviel man bis jetzt weiss, nur auf Belichtung, nicht auf Beschattung. Anderen Arten derselben Ordnung geht Lichtempfindung offenbar völlig ab**).

---

*) Vergl. Marshall, W. Die Ontogemie von Reniera filigrana O. Schm. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 37, 1882, p. 225. Die jungen Larven dieses Schwammes „sind ziemlich lichtscheu und sammeln sich in grösseren Aquarien immer an der vom Lichte abgewandten Seite an. Dreht man das Glas, so sieht man, wie alle Larven nach der Stelle fliehen, die jetzt am schattigsten ist und dieses Schauspiel kann man sich so oft wiederholen, wie man will. Es liegt verführerisch nahe, diese Empfindlichkeit gegen das Licht mit dem Vorhandensein der Masse dunklen (violetten) Pigmentes an dem einen Pole (über dem Geisselkranze) in Verbindung zu bringen."

**) Bronn [3] schreibt S. 23: „Obwohl ein Nervensystem und Sinnesorgane noch entbehrend, sind die Polypen für Eindrücke mechanischer Art, sowie für die des Lichtes empfänglich. Ein greller Lichtstrahl plötzlich auf Edwardsia oder Cereanthus fallend, erschreckt sie so, dass sie ihre Tentakeln rasch einziehen, welche erstere nur langsam wieder entfaltet, während letzterer in hellem Sonnenlichte immer halb zusammengezogen bleibt und seine

Unter den Würmern giebt es ausser dem schon erwähnten Regenwurm noch manche andere augenlose Formen, die auf Licht, andere, die auf Schatten reagieren, z. T. in sehr lebhafter Weise.

Von Stachelhäutern sah ich augenlose Seeigel deutlich zwischen Hell und Dunkel unterscheiden.

Eine Seescheide (Ciona) reagiert kräftig auf plötzliche Belichtung. Bei den Mollusken ist das Sehen ohne Augen, wie gesagt, sehr verbreitet, ebenso bei den Larven vieler Insekten. Aber auch einige Insektenimagines, die geblendet wurden, nahmen nach Graber's Mitteilung den Unterschied von Hell und Dunkel noch wahr, ebenso die von Natur augenlosen Arten der Tausendfüsse (Plateau).

Ein recht empfindliches Wahrnehmungsvermögen für Licht besitzt auch jenes berühmte Tier, das in der Mitte zwischen den Wirbellosen und Wirbeltieren steht, der Amphioxus.

Tentakeln nur im Schatten entfaltet. Dagegen meint Dana, dass die Abnahme des Lichtes eine Mitursache sein könne, warum nur wenige Polypenarten in grossen Tiefen des Meeres vorkommen."

P. Fischer[16]) berichtet u. a. über hochgradige Reizbarkeit einiger Actinienarten. Die Edwardsia lucifuga F. hat ihren Beinamen deshalb erhalten, weil sie sehr lichtscheu ist. Hatte sie sich im Dunkeln entfaltet, so bewirkt ein Lichtstrahl starke Kontraktion der Tentakel und der vorderen Körperhälfte.

An Actinia, Anemonia, Adamsia suchte ich vergeblich nach Aeusserungen von Lichtempfindlichkeit. Selbst direkte Sonnenbestrahlung erzeugte entweder keine Reaktion, oder doch erst ganz spät, indem sich dann das Tier bewegte, bez. zusammenzog. Da inzwischen eine Minute oder mehr vergangen war, ist der ursächliche Zusammenhang sehr zweifelhaft. Was Bronn von Cereanthus berichtet, kann ich bestätigen und hinzufügen, dass nicht nur direktes Sonnenlicht, sondern auch ein plötzlich auf das vorher dunkel gehaltene Tier auffallendes helles Tageslicht die Tentakel zur Kontraktion bringt.

Beschattungsreaktion konnte ich bei keiner Actinie erzielen.

Man glaubte früher, der Sitz dieses Lichtsinnes seien Pigmentfleckchen am Kopfe, die man für Augen hielt.

Dies ist jedoch ein Irrtum, die ganze Haut des Amphioxus ist das Organ der Lichtempfindung.

Von besonderem Interesse ist die Thatsache, dass auch noch bei Wirbeltieren Erscheinungen vorkommen, die hier nicht unerwähnt bleiben dürfen, wenngleich man dabei nicht leicht von „Sehen“ ohne Augen wird sprechen wollen.

So nimmt nach R. Dubois'[10]) Untersuchungen der zu den Amphibien gehörige pigmentlose Olm (Proteus anguineus), der in dunklen Höhlengewässern lebt und rudimentäre Augen besitzt, Licht nachweisbar durch die Haut wahr.

An geblendeten Wassersalamandern hat Graber[20]) gezeigt, dass sie, wenn man ihnen die Wahl zwischen einem dunkeln und einem beleuchteten Teile ihres Behälters lässt, nach einer Stunde sich der Mehrzahl nach in den dunkleren Raum begeben hatten. Das Gleiche, nur noch in weit stärkerem Maasse geschah, wenn die Salamander ihre Augen noch hatten.

Ich muss nun allerdings gestehen, dass ich diese Art des Experimentierens nicht als beweisend für das Vorhandensein eines wirklichen Lichtsinnes der Haut ansehen kann. Einen solchen sollte man nur da annehmen, wo ein augenloses Tier unmittelbar auf einen Wechsel der Helligkeit durch eine plötzliche Reaktionsbewegung antwortet, nicht aber, wenn dies erst im Verlauf einer Stunde geschieht, wie bei Graber's Versuchen an den Tritonen und manchen anderen Versuchsreihen, die man an Insekten, Schnecken (V. Willem) u. s. w. ausgeführt hat.

Die dermatoptische Funktion, wie sie Graber nennt, kann auch auf indirekten Wirkungen des Lichtes beruhen.

Wertvoller und interessanter ist ein Versuch, den Koranyi[34]) an Fröschen gemacht hat. Einem Frosche wurde das Gehirn blossgelegt und mit einer Schicht Fleischextrakt bedeckt, wodurch die Erregbarkeit gesteigert wird. Liess man nun das Licht einer hellen Flamme, durch eine Sammellinse concentriert und durch Passieren einer Alaunlösung seiner Wärmestrahlen beraubt, auf ein Bein des Frosches fallen, so reagierte dieser jedesmal durch Reflexbewegungen.

Wenn dieser Versuch auch bloss bei abnorm gesteigerter Reflexerregbarkeit gelingt, so beweist er doch, dass in der Haut Nervenendigungen vorhanden sind, die durch Licht erregt werden können*). Sehen ohne Augen wird man das freilich nicht nennen.

---

*) Im Hinblick auf die Versuche von Drost[8]), welcher Schattenempfindlichkeit bei Cardium edule nachwies, bemerkt Rawitz (62, III, S. 58), diese Empfindlichkeit könne ein Produkt unnatürlicher Existenzbedingungen der zu den Versuchen verwendeten Tiere sein. „Es genügt keineswegs, dass man die Tiere in einem mit Sand bedeckten Bassin hält, es ist durchaus nötig, dass das Wasser in beständiger Circulation erhalten wird; denn geschieht dies nicht, so sind pathologische Momente vorhanden, die eine Hypersensibilität hervorrufen können, welche die Resultate fälscht."

Ich möchte glauben, dass, wo kein Organ zur Wahrnehmung des Schattens da ist, eine noch so grosse Hypersensibilität ein solches nicht vortäuschen kann. Möglich ist es (— und gewisse von mir unten mitzuteilende Versuche, z. B. an Lithodomus, beweisen dies geradezu —), dass eine Steigerung der Erregbarkeit z. B. durch Erhöhung der Temperatur, ein Tier, das zuvor auf einen Reiz motorisch nicht reagierte, jetzt reagieren lässt. Aber erstens ist nicht erwiesen, ob nicht auch vorher schon der Reiz auf die sensiblen Elemente erregend wirkte und nur der gesamte Erregbarkeitszustand des Tieres zu gering war, um eine sichtbare Antwortsbewegung

Als ein allgemeines Resultat möchte ich es hinstellen, dass unter den augenlosen Tieren schattenempfindlich ganz vorzugsweise diejenigen sind, welche eine Schale oder eine Röhre besitzen, in die sie sich bei drohender Gefahr zurückziehen können.

Vom Standpunkte der Zweckmässigkeit aus ist dies wohl zu verstehen. Was würde einem Tiere die Wahrnehmungsfähigkeit für die Gefahr nützen, wenn es nicht zugleich das Mittel besitzt, sich dieser Gefahr zu entziehen?

Ein deutliches Beispiel liefert uns die Familie der Schnecken, von denen die mit Schale versehenen prompt auf den Schatten reagieren und sich zurückziehen, während die Nacktschnecken entweder ganz gleichgiltig gegen die Beschattung bleiben, oder doch nur schwach zusammenzucken, wenn sie der Schatten trifft.

Unter den Würmern ist meines Wissens gerade diejenige Familie die einzige, die starke Reaktion auf Beschattung zeigt, welche die Fähigkeit hat, sich in Röhren zurückzuziehen.

Unter den Muscheln giebt es andererseits eine Art, die selbst gegen den grössten Helligkeitswechsel gleichgiltig erscheint, und gerade diese Art besitzt die Eigen-

---

auftreten zu lassen; und zweitens ist es leicht möglich, dass gerade der Zustand höherer Erregbarkeit der normale ist, und das Ausbleiben der Reaktion in anderen Fällen einen Zustand abnormer Unempfindlichkeit anzeigt.

Uebrigens kann ich constatieren, dass speziell Cardium und die anderen oben erwähnten Muscheln nicht nur dann auf den Schatten reagieren, wenn sie in Glassgefässen mit stehendem Wasser sich befinden, sondern genau ebenso in grossen Aquarien mit circulierendem Wasser.

tümlichkeit, dass ihre Schale für den Weichkörper viel zu klein ist, so dass sich das Tier nicht in ihr verstecken kann.

In allen diesen Fällen ist es sicherlich kein zufälliges Zusammentreffen, dass die Tiere, die auf Schatten am deutlichsten reagieren, stets solche sind, die sich gut verstecken können.

Auch dafür haben wir einige Anhaltspunkte, welche Tiere im allgemeinen auf Zunahme der Helligkeit durch Rückzug reagieren. Es sind das vorzugsweise solche, die für gewöhnlich im Dunkel oder Halbdunkel leben und sich den Schutz der Dunkelheit zu Nutze machen; unter diesen Tieren, die entweder in Höhlen oder im Sande oder Schlamm verborgen leben, sind es aber wieder vorzugsweise solche, welche zeitweilig den schützenden Aufenthalt verlassen, wie etwa der Regenwurm oder der Amphioxus. Diesen Tieren, wie auch z. B. den augenlosen Tausendfüssen dient dann der Lichtsinn wohl namentlich dazu, ihr dunkles Versteck wieder aufzufinden, wenn sie es freiwillig verlassen haben, oder gewaltsam daraus entfernt worden sind.

Nicht ohne Interesse ist auch die Verschiedenheit, welche sich zwischen den licht- und schattenempfindlichen Muscheln hinsichtlich der Beschaffenheit der Schale kundgiebt und wiederum mit der Lebensweise in naher Beziehung steht. Die lichtempfindlichen Muscheln, Psammobia, Solen und Pholas haben zarte zerbrechliche Schalen; sie suchen stets den Schutz des Sandbodens oder (Pholas) selbstgefertigter Höhlen in Steinen auf.

Die schattenempfindlichen Muscheln Venus, Cardium, Cytherea, Ostrea u. s. w. haben starke, widerstandsfähige

Schalen, z. T. sogar mit Stacheln bewehrt; sie sitzen teils frei auf festen Gegenständen angewachsen, ohne schützende Sand- oder Schlammdecke (Auster), oder graben sich nur zeitweise zum Teil ein und führen im übrigen ein bewegtes Leben, wie denn die genannten Arten durch eine besondere Beschaffenheit ihres Fusses (Springfuss) zu lebhaften Ortsveränderungen befähigt sind. Die beweglichsten, zum Schwimmen befähigten Muscheln aber (Pecten) besitzen schon Augen.

Ich wende mich noch zu einer weiteren Seite unseres Gegenstandes, der Frage nämlich, wie aus der ursprünglich einfach lichtempfindlichen Haut sich die Augen herausbilden, wie in der Tierreihe das Sehen ohne Augen allmählich in das Sehen mit Augen übergeht.

Untersuchen wir den Bau derjenigen Hautpartien, die sich durch das Experiment als besonders lichtempfindlich erwiesen haben, z. B. den Mantelrand oder die Siphonen der Muscheln, die Haut der Schnecken, Würmer oder des Amphioxus, so finden wir, wie gesagt, nichts, was an ein Auge erinnert.

Wir finden im allgemeinen eine aus einer einzigen Lage gewöhnlicher cylindrischer Zellen bestehende Oberhaut, in welcher neben den bekannten Schleimzellen zahlreiche Nervenendorgane regellos verteilt sind. Diese bestehen entweder aus Nervenzellen, die den gewöhnlichen Cylinderepithelzellen oder Flimmerzellen der Haut ähnlich sind, aber mit Nervenfasern zusammenhängen, oder, z. B. bei den Schnecken und Muscheln, aus Gebilden, deren Zellennatur nicht mehr sehr deutlich ist (die oben erwähnten Flemmingschen Endkölbchen und Pinselzellen).

Da diese Organe die einzigen an den betreffenden Stellen überhaupt vorkommenden Nervenendapparate sind, müssen sie als die Organe des Lichtsinnes der Haut betrachtet werden (vergl. auch Zusatz 3 u. 4).

Pigmentiert sind sie nie, dagegen findet sich zuweilen, aber durchaus nicht immer, in ihrer Umgebung Pigment, das in die Epithelzellen eingelagert ist und gewöhnlich braungelb bis braunschwarz aussieht. Zur Lichtwahrnehmung dürfte dies in keiner Beziehung stehen.

In der vergleichenden Anatomie hat sich die Anschauung eingebürgert, Pigment sei zur Lichtwahrnehmung unbedingt notwendig. Es giebt einzelne Autoren, die bei Tieren, welche einen durchs Experiment nachweisbaren Lichtsinn haben, gerne jedes Pigmentfleckchen in der Haut hierfür verantwortlich machen möchten.

Phantasie und mangelhafte histiologische Präparation thun dann das ihrige dazu, um ein Schleimklümpchen oder eine etwas verdickte Cuticula als Linse und Hornhaut erscheinen zu lassen, und so hat man vielfach, und gerade bei Muscheln, die schönsten Augen beschrieben, wo bei genauer vorurteilsfreier Untersuchung von einem Auge keine Spur zu finden ist.

Ueberhaupt ist die Meinung, dass Pigment zur Lichtwahrnehmung notwendig sei, vollständig irrig. Es ist bekannt, dass die gänzlich pigmentfreien Augen der Albinos unter den Menschen und Tieren sehr wohl zum Sehen befähigt sind.

Von den Muscheln, die ich auf ihren Lichtsinn geprüft habe, hat den empfindlichsten Lichtsinn gerade diejenige Art, deren Sipho vollständig frei von Pigment ist (Psammobia).

Bei anderen Muscheln und sonstigen augenlosen Tieren, die stellenweise Pigment besitzen, kann man nachweisen, dass auch die nicht pigmentierten Stellen zur Lichtwahrnehmung befähigt sind. Das Hautpigment hat in der weitaus grössten Zahl der Fälle die Bedeutung, die charakteristische Zeichnung der Haut zu liefern, deren weiterer Zweck allerdings hier, wie in so vielen anderen Fällen noch gänzlich dunkel ist, da an Schutzfärbung und Mimicry kaum zu denken sein dürfte.

Auch unter den Infusorien giebt es Arten ohne Pigment, die sehr deutlich Licht und Schatten unterscheiden, und die Hypothese Häckels, dass die sogenannten Augenflecken gewisser Protisten primitive Sehorgane seien, bedarf zum mindesten des Zusatzes, dass diese Pigmentflecken nicht die einzigen Orte der Lichtwahrnehmung sind, ja nach Engelmanns Untersuchungen sogar hinter gewissen anderen vollkommen durchsichtigen Partieen des Zellleibes an Empfindlichkeit zurückstehen.

Beim Amphioxus endlich hat man vielfach darüber hin und her gestritten, welcher von den Pigmentflecken am Kopfende das Auge sei, welcher also die nachweisbare Lichtempfindlichkeit vermittle. Man braucht aber bloss dem Tiere den Kopf mit samt allen Pigmentflecken abzuschneiden, um zu sehen, dass auch das kopf- und pigmentlose Tier noch gerade so lebhaft wie zuvor auf Licht reagiert.

Wenn es somit als festgestellt gelten kann, dass Lichtwahrnehmung nicht die Gegenwart von Pigment in den percipierenden Sinnesepithelien voraussetzt, so muss andererseits zugegeben werden, dass das Pigment zum

Sehen doch in einer bestimmten Beziehung stehen muss. Thatsächlich beobachten wir bei allen höher entwickelten Sehorganen, bei allen wirklichen Augen, eine beträchtliche Anhäufung von Pigment; ausgenommen hiervon sind nur die albinotischen Augen, die als Missbildungen aufzufassen sind.

Da die Bedeutung des Pigmentes in der unmittelbaren Nähe der lichtpercipierenden Elemente noch sehr wenig klar ist, will ich mich hier in eine Erörterung über diesen Punkt nicht einlassen. Am meisten Wahrscheinlichkeit dürfte die Anschauung für sich haben, nach welcher die Einscheidung der Sehzellen in Pigment eine gewisse Bedeutung für die distinkte Wahrnehmung getrennter Lichtpunkte hat.

Als ersten Anfang zur Bildung von Augen beobachtet man, dass bestimmte Regionen der Haut lichtempfindlicher werden als andere, und zwar sind es immer gerade diejenigen, die dem Lichte besonders frei dargeboten sind, so bei Muscheln der Mantelrand, bezw. die Siphonen, bei Würmern der Kopf, bei Schnecken die ausserhalb der Schale befindlichen Teile.

An diesen Partieen pflegen nun auch die Nervenendigungen dichter zu stehen als an den übrigen, ohne dass sie jedoch zu besonderen Sinnesorganen zusammengehäuft wären.

Diese besonders reich innervierten und empfindlichen Hautteile zeigen jetzt zuweilen Einsenkungen, sogenannte Invaginationen, an welchen das Sinnesepithel mechanischen Einflüssen weniger zugänglich wird und damit der erste Anfang zu circumscripten Sehorganen

gemacht ist. Solche Organe, in denen sich schon die Anhäufung von Pigment bemerkbar zu machen pflegt, finden wir z. B. am Mantelrande mancher Muscheln.

Wenn die Einsenkung dann tiefer, fast becherförmig wird und ihr Grund von zahlreichen Sinneszellen eingenommen ist, deren Fortsätze sich zu einem ansehnlichen Nerven vereinigen, haben wir ein Sehorgan, wie es bei der Schnecke Patella vorkommt[18]), das berühmte linsenlose Napfauge, das nur aus Netzhaut und Nerv besteht. Ein lichtbrechender Apparat fehlt noch völlig. Dieses Organ wird die Lichtreize nach Quantität (vielleicht auch nach Qualität, d. h. Wellenlänge) unterscheiden, auch die Richtung der Lichtquelle, bezw. eines schattenwerfenden Gegenstandes einigermassen erkennen lassen. Sicherlich aber wird die Form der Gegenstände im Empfinden des Tieres noch nicht ihren adäquaten Ausdruck finden. Dies liegt am Mangel des dioptrischen Apparates.

Die nächst höhere Stufe besitzt nun schon einen solchen, allerdings in einer anfangs recht primitiven Form, und zwar spaltet sich hier der Weg der Stammesentwickelung in zwei Zweige. Der eine derselben findet sich nur in einem Falle vertreten, bei dem altehrwürdigen Ueberbleibsel einer längst versunkenen Erdperiode, dem Nautilus. Das Auge dieses Tieres ist durch seine Einfachheit interessant. Die Augengrube erhält hier eine beträchtliche Tiefe, an ihrer Mündung aber nähern sich ihre Ränder so stark, dass nur ein enges Sehloch bleibt. Wie ein in ein Kartenblatt gestochenes Loch dazu dienen kann, ein Bild des hellen Fensters auf der Wand zu entwerfen, vor die man es hält, so kann das Sehloch dem Nautilus dazu dienen, optische Bilder der umgebenden

Gegenstände zu erzeugen, allerdings sicher von geringer Schärfe.

Dieses Sinnesorgan besitzt, wie man zugeben wird, sehr wenig, was es mit dem höher entwickelten Wirbeltierauge in eine Reihe stellt, es ist eigentlich nur eine sehr geschützt gelegene Stelle der Haut. Trotzdem wird die Bezeichnung „Auge" hierfür, wie für das Patella-Auge wohl allgemein anerkannt.

Definitiv festgehalten wird in der Entwickelung das andere Princip eines lichtbrechenden Apparates, bei welchem nicht ein Diaphragma, wie im Nautilusauge, sondern ein linsenartiger Körper zur Lichtbrechung, resp. zur Bilderzeugung dient, sei es dass die Cuticula oder das Epithel sich linsenförmig verdickt, oder dass das letztere eine gallertige Substanz abscheidet, welche infolge ihrer kugeligen Gestaltung lichtsammelnd wirkt.

Es muss übrigens betont werden, dass das Auftreten eines lichtbrechenden Apparates und die Perception optischer Gesichtsbilder, die Wahrnehmung der Formen, keineswegs als gleichbedeutend zu betrachten sind. Noch bis ziemlich weit hinauf in der Tierreihe scheint mir der dioptrische Apparat einen anderen Zweck als den der Bilderzeugung zu haben. Die meist linsen- bis kugelförmig gestaltete, lichtbrechende Masse wird zunächst vorzugsweise als lichtsammelnder Apparat, als Collectivlinse wirken und eine grössere Menge von Lichtstrahlen auf einen kleinen Fleck vereinigen. Annähernd im Brennpunkte dieses lichtsammelnden Apparates befinden sich die lichtempfindlichen Nervenendigungen. Es wird somit durch diese Einrichtung die Intensität des Lichtreizes und damit die Empfindlichkeit für Licht erhöht, die Reizschwelle tiefer gerückt.

Es ist dies also nur eine Weiterverfolgung jenes Zweckes, den wir schon in den ersten Andeutungen zur Bildung von Augen wahrnehmen konnten, an Stelle einer ausgedehnten Fläche von geringer Lichtempfindlichkeit eine kleine Stelle mit desto grösserer Lichtempfindlichkeit zu setzen. Bis zu einem gewissen Grade konnte dies schon durch die blosse Vermehrung der percipierenden Elemente an einer bestimmten Stelle geschehen, dann, wo dieses Mittel nicht mehr ausreichte, musste die Intensität des Reizes erhöht werden (vergl. auch Zusatz 5).

Indessen die primitiven lichtbrechenden Apparate in den Augen vieler wirbelloser Tiere haben noch einen weiteren Zweck, in dem sie häufig von einem das Auge umhüllenden Pigmentmantel unterstützt werden, nämlich die Wahrnehmung der Richtung, aus welcher die Strahlen herkommen, zu ermöglichen; namentlich aber hat die Einschiebung eines lichtbrechenden Apparates vor der lichtempfindlichen Schicht noch den Wert, dass sie den Tieren die Wahrnehmung bewegter Objekte gestattet, selbst wenn von denselben ein so unscharfes Bild erzeugt wird, dass eine Erkennung der Form nicht möglich ist.

Wie wichtig gerade die Wahrnehmung der Bewegung für alle Raubtiere, so auch für die Raubtiere unter den Wirbellosen ist, ferner auch für die von vielen Feinden bedrohten Geschöpfe, ist bekannt genug. Inwiefern die Einschiebung einer Linse vor dem Sehepithel die Wahrnehmung der Bewegung der Objekte begünstigt, kann ich hier nicht näher ausführen und ich unterlasse auch die Beschreibung der weiteren Vervollkommnungen

des dioptrischen Apparates, da dieser Gegenstand mit der uns hier beschäftigenden Frage nicht mehr in näherem Zusammenhange steht.

Es war mir nur daran gelegen, darauf hinzuweisen, dass die Bildperception und damit die Erkennung der Form erst verhältnismässig spät im Tierreiche auftritt.

Noch bei den Punktaugen der Insekten, bei den einfachen Augen vieler Krebse und Würmer, ja sogar noch bei den Augen mancher Muscheln und Schnecken spielt die Wahrnehmung der Form sicherlich eine sehr geringe Rolle, und diese Augen werden in der Hauptsache nur erkennen, ob der vor ihnen befindliche Gegenstand hell oder dunkel, ruhig oder bewegt ist, höchstens noch, ob er gross oder klein ist. In manchen Fällen lässt es sich direkt durch das Experiment nachweisen, dass Tiere die Bewegung eines Objektes sehr wohl sehen, während dessen Form für sie nicht erkennbar und daher bedeutungslos ist.

Diese Thatsachen dürften es zur Genüge begründen, wenn ich oben sagte, mit der Definition des Sehens als „Perception eines auf einem lichtempfindlichen Sinnes-Epithelium erzeugten Bildes“ kommen wir nicht aus, wenn wir die sämtlichen Stämme des Tierreiches in unsere Betrachtung hereinziehen.

Wir kämen sonst, wie gesagt, in die Lage, zu behaupten, manche Tiere hätten Augen, mit denen sie nicht zu sehen vermögen. Denn auf der einen Seite ist es so allgemein üblich geworden, beim Blutegel, bei niederen Würmern und Krebsen von Augen zu sprechen, dass es ein fruchtloses Bemühen wäre, an dieser Bezeichnung rütteln zu wollen. Auf der anderen Seite steht es aber fest, dass bei sehr vielen von diesen

Tieren ein Bild der umgebenden Gegenstände nicht percipiert wird, oder dass es bei ihnen, wie J. Müller sich ausdrückte, nicht zu einer der Natur der Objekte entsprechenden Sonderung von hellen und dunklen Punkten im Gesichtsfelde kommt.

Wollte man eine Zusammenstellung der verschiedenen in der Natur verwirklichten Sehorgantypen in der Weise ausführen, dass man von den einfachsten zu immer vollkommneren Formen fortschreitet, so würde es nicht möglich sein, den Punkt in der Reihe anzugeben, wo zuerst ein zur Bildperception und Formwahrnehmung taugliches Auge sich findet. Die Uebergänge sind vielmehr ganz allmähliche. Auch welche Bedingungen erfüllt sein müssen, um ein Sehorgan zur Wahrnehmung der Bewegung der Objekte und zur Wahrnehmung der Richtung, aus welcher der Gesichtseindruck kommt, zu befähigen, lässt sich keineswegs präcise feststellen. Wenn Augen, wie die des Blutegels, mancher Muscheln und Insektenlarven vorzugsweise für jene Funktionen eingerichtet scheinen, so ist zu bedenken, dass auch einfachere „Augen", wie dasjenige des Nautilus und der Schnecke Patella, ja selbst der lichtempfindliche Sipho dieselbe Fähigkeit schon in einer gewissermassen embryonalen Form besitzen. Es sind nur quantitative Unterschiede, die wir in dieser Hinsicht zwischen jenen höheren und diesen niederen Formen der Sehorgane constatieren können. Die Vervollkommnung erfolgt mit fast unmerklich kleinen Fortschritten, so kleinen Fortschritten oft, dass es unserem Verstande nicht fassbar ist, wie durch sie den betreffenden Tieren ein Vorteil im Kampfe ums Dasein gegeben wird, und

wie die entstandene kleine Abänderung sich dauernd erhalten konnte. Oft möchte man fast glauben, die erzielte kleine Vervollkommnung sei noch nicht Selbstzweck, sondern habe ihren Wert nur als vorbereitende Durchgangsstufe für weitergehende Vervollkommnungen, ähnlich wie im Entwicklungsgange des Individuums die erste Anlage des Auges nicht Selbstzweck ist, sondern nur ein Durchgangsstudium zur Ausbildung des fertigen Auges darstellt.

Fast kein Teil der Entwicklungsgeschichte fordert so sehr dazu heraus, an einen vorbedachten Plan der Entwicklung zu glauben, wie die Entstehungsgeschichte des Auges. Mit einer einfachen lichtempfindlichen Hautoberfläche fängt sie an; die verschiedensten Wege zur Vervollkommnung schlägt die Natur dann gleichsam probeweise ein, auf dem zweckmässigsten schreitet sie definitiv vorwärts. Von den kleinen Abänderungen, die das entstehende Organ erfährt, bleiben die einen bestehen, die anderen werden verworfen. Ueber allem waltet, die Richtung bestimmend, der Zweck der Vervollkommnung, jene unwiderstehliche Macht, welche sich die Wissenschaft früherer Zeit nicht vorstellen konnte ohne einen persönlichen zwecksetzenden Schöpfer, und welche heutzutage erkannt ist als das Produkt der Anpassung und der natürlichen Auswahl.

Nicht eine erschöpfende Darstellung der phylogenetischen Entwicklung des Sehens und des Sehorgans wollte ich Ihnen mit dem hier Mitgeteilten vortragen, sondern nur aus diesem Entwicklungsgange eine der interessantesten Epochen herausgreifen, den Punkt, wo ein scheinbares Missverhältnis besteht zwischen der Vollkommenheit der Funktion und dem Ausbildungsgrade

des Organes, einem Punkte, wo die funktionelle Vervollkommnung der morphologischen Differenzierung ein Stück vorausgeeilt zu sein scheint. Zwanglos ergab es sich dabei, dass wir einen Blick aufwärts und abwärts in die Entwicklungsreihe der Sehorgane warfen. Was uns diese Betrachtung lehrte, können wir in wenigen Worten noch einmal kurz zusammenfassen:

Schritt für Schritt wird die lichtempfindliche Fläche eingeengt, wird aus der anfänglich gleichmässig lichtempfindlichen Haut, dem ersten universalen Sinnesorgane, erst eine Gruppe lichtempfindlicher Flecke, deren Zahl und Umfang immer geringer wird, bis schliesslich auf der ganzen Körperoberfläche nur noch eine oder zwei Stellen der Lichtempfindung dienstbar sind.

Schritt für Schritt aber wird die Lichtempfindlichkeit an den dazu bestimmten Stellen verfeinert, quantitativ und qualitativ, immer vollkommener wird die Verwertung der Eindrücke von Hell und Dunkel und den Farben, bis schliesslich auf der Netzhaut sich die Aussenwelt in verkleinertem scharfen Bilde spiegelt, und aus dem Sinne, der anfangs nur unbestimmte Unlust- und Lustgefühle vermittelt haben mochte, die Hauptquelle unserer Erkenntnis und Auffassung der Aussenwelt geworden ist.

Parallel mit der räumlichen Beschränkung des lichtempfindenden Organes geht seine funktionelle Vervollkommnung.

II.

Versuche über den Lichtsinn augenloser Tiere.

In dem vorstehenden Vortrage über „Sehen ohne Augen", sowie in zwei kleinen Schriften (Biolog. Centralblatt, Bd. XIV, 1894, Nr. 11 u. Nr. 22) habe ich die Ergebnisse einer Reihe von Versuchen in Kürze mitgeteilt, welche ich bei zweimaligem Aufenthalte in der zoologischen Station zu Neapel, teilweise dann auch im physiologischen Institute der Universität Tübingen anzustellen Gelegenheit hatte. Es erübrigt nun noch, einiges Nähere über die Versuche und speziell über die mannigfachen Verschiedenheiten in den Reaktionen der einzelnen Ordnungen, Familien und Arten mitzuteilen, einen Punkt, der in jenen vorläufigen Mitteilungen keine genügende Berücksichtigung finden konnte, jedoch nicht ohne einiges Interesse ist, da jene Verschiedenheiten in den meisten Fällen ihren Grund in bestimmten Eigentümlichkeiten der Lebensweise der einzelnen Tiere erkennen lassen und offenbar Anpassungserscheinungen sind.

Ich berichte zunächst über diejenige Ordnung, welche ich auf ihren Lichtsinn am eingehendsten untersucht habe, und welche auch die Reaktionen am ausgeprägte-

sten zeigt, über die Muscheln. Man kann, wie oben erwähnt, die Muscheln je nach ihrem Verhalten gegen Belichtung und Beschattung in 3 verschiedene Gruppen einteilen, 1) solche, welche nur auf Zunahme der Helligkeit motorisch reagieren („lichtempfindliche"), 2) solche, welche nur auf Abnahme der Helligkeit reagieren („schattenempfindliche") und 3) solche, welche sowohl auf Zunahme, wie auf Abnahme der Helligkeit durch eine Reaktionsbewegung antworten. Ich bespreche zunächst die wenig zahlreichen Vertreter der ersten Gruppe, der lichtempfindlichen Muscheln.

1. Acephalen.

a) Psammobia vespertina.

Die hochgradige Lichtempfindlichkeit, welche ich an diesem im Golfe von Neapel häufigen Tiere bemerkte, gab den Anlass zu den vorliegenden Untersuchungen. Keines der von mir geprüften Tiere kommt dieser Muschel an Lichtempfindlichkeit gleich.

Zwischen den dünnen, zerbrechlichen Schalen quillt der weisslich gelbe, mit fester Oberhaut versehene Mantel hervor, an einem Ende in die beiden vollkommen getrennten Siphonen sich verlängernd, welche, wenn das Tier im Halbdunkel ungestört verweilt, eine Länge von 5 bis 6 cm anzunehmen pflegen. Sie bilden zarte, weisse, porzellan- oder milchglasartig durchscheinende Röhren, deren Mündung von einem Kranze feiner Zacken umgeben ist. Pigment fehlt im Gewebe dieser Siphonen vollständig, wie sowohl die äussere Betrachtung, wie auch die Musterung mikroskopischer Schnitte zeigt.

Findet das Tier an seinem augenblicklichen Aufenthaltsorte Sandgrund vor, so versenkt es sich mit Hilfe seines starken muskulösen Fusses unverweilt in die Tiefe und lässt nur die Mündungen seiner Siphonen hervorragen. Zum Zwecke meiner Versuche hielt ich die Psammobia indessen gewöhnlich in Glasgefässen mit Seewasser, deren Boden keinen Sand enthielt, oder doch nur so wenig, dass die Tiere sich nicht verstecken konnten. Der Behälter mit den Muscheln wurde dann an der vom Fenster abgewendeten Seite des Zimmer aufgestellt, damit die Lichtquelle möglichst nur von einer Seite wirkte; zuweilen wurde auch noch alles seitliche Licht durch geeignete Vorrichtungen abgeblendet.

Um die etwaige mechanische Wirkung der bewegten Luft auszuschliessen, wurde der Behälter mit einer Glasscheibe zugedeckt. Psammobia ist übrigens für derartige mechanische Reize verhältnismässig wenig empfindlich.

Die Versuche stellte ich nun weiterhin in der Weise an, dass ich einen schattenwerfenden Körper, gewöhnlich ein grosses Stück Karton, zwischen die Lichtquelle und den Behälter der Tiere brachte.

Die Helligkeit im letzteren war dabei immer noch ausreichend, um beobachten zu lassen, wie die Muscheln in dem ihnen zusagenden Halbdunkel ihre Siphonen lang ausstreckten, um dann regungslos liegen zu bleiben.

Wurde jetzt, nach etwa einer Viertelstunde, die beschattende Wand vorsichtig, natürlich unter möglichster Vermeidung jeder Erschütterung, entfernt, so verkürzten sich, nach einer Latenzzeit von ungefähr einer Sekunde, die Siphoröhren sämtlicher Muscheln um einen beträchtlichen Bruchteil ihrer Länge. Das Maass der Verkürzung

hängt, wie leicht zu erkennen ist, von dem Maasse des Helligkeitswechsels ab.

Wird der Versuch an einer hellen Stelle des Zimmers, bei sonnigem Wetter (doch ohne direkte Einwirkung des Sonnenlichtes) angestellt, und hat die vorherige Beschattung lange, etwa eine Stunde gedauert, so ist die Reaktion oft eine äusserst heftige. Die Siphonen werden vollständig eingezogen, wozu das Tier etwa eine bis zwei Sekunden Zeit braucht, auch der Mantelrand im übrigen wird etwas zurückgezogen, und nicht selten ergreift die Muschel die Flucht, indem sie sich durch energisches Ausstossen des Fusses mit Vehemenz ein Stück weit fortschnellt.

Ich fand unter einer Anzahl frisch gefangener Psammobien stets einige Exemplare, die sich andauernd durch grössere Lebhaftigkeit auszeichneten und besonders gerne sich dem Einflusse des Lichtes durch die Flucht zu entziehen suchten, während die anderen Individuen sich auf Einziehung der Siphonen beschränkten. Stellte ich eine Glasschale mit einigen Psammobien ins direkte Sonnenlicht, so dauerte es meist nur wenige Sekunden, bis die Mehrzahl derselben sich heftig im Glase umherschnellten, nachdem sie natürlich zuvor ihre Siphonen eingezogen hatten. Ein solcher Behälter mit durcheinander hüpfenden Muscheln gewährt einen seltsamen Anblick. Die Aufregung der Tiere, welche das Glasgefäss durch ihren Anprall erklingen lassen und das Wasser umherspritzen, legt sich nicht eher, als bis sie wieder in mässiges Dunkel gebracht worden, oder bis sie nach längerer Zeit von der Anstrengung völlig erschöpft sind.

Legt man einige Psammobien in ein Wassergefäss, dessen Boden reichlich mit Sand bedeckt ist, und stellt

dieses in die Sonne, so sind, ehe man sich dessen versieht, sämtliche Exemplare spurlos im Sande untergetaucht.

Das Gleiche geschieht, wie oben erwähnt, nur etwas langsamer, auch dann, wenn nur zerstreutes Tageslicht einwirkt, es geschieht auch, wenn man das Licht durch Passierenlassen einer gesättigten Alaunlösung seiner dunkeln Wärmestrahlen beraubte.

Eingehende Untersuchungen darüber, wie sich die Empfindlichkeit der Psammobia gegen die verschiedenen Spektralregionen verhält, habe ich nicht gemacht. Nur einige wenige Beobachtungen, mit etwas primitiven Hilfsmitteln angestellt, habe ich gelegentlich machen können.

Licht, das eine Rubinglasscheibe passiert hat, hat eben damit die gesamte Reizwirkung für die Muscheln verloren. Ich stellte den Versuch (wiederholt) in der Weise an, dass ich in den Behälter der Muscheln fast nur solches Licht fallen liess, welches durch eine grosse Rubinglasscheibe trat. Ich verdunkelte nun auch diese Lichtquelle durch eine vorgesetzte Kartonscheibe.

Nahm ich letztere nach einer Viertelstunde weg, so reagierten die Tiere, die im Dunkeln ihre Siphonen lang ausgestreckt hatten, in keiner Weise.

Nun verdunkelt allerdings eine solche rote Glasscheibe an sich schon ziemlich stark. Gleichwohl glaube ich annehmen zu dürfen, dass es nicht die quantitative Abschwächung der Gesamthelligkeit ist, welche das durch eine solche Scheibe getretene Licht seiner Reizwirkung beraubt, sondern dass dies vielmehr darauf beruht, dass die von dem Glase durchgelassenen langwelligen Strahlen im Gegensatze zu den stärker brechbaren, kurzwelligen Strahlen, ohne Wirkung auf die lichtempfindlichen Teile der Muschel sind.

Verwende ich in der eben beschriebenen Versuchsanordnung an Stelle des Rubinglases einen grossen parallelwandigen Glastrog, der mit Kupferammoniumsulfatlösung gefüllt ist, so ergiebt sich, dass das Licht, welches diese dunkelblaue Flüssigkeit passiert hat, noch in hohem Maasse reizend auf die Siphonen zu wirken vermag, obgleich die Verdunklung durch das blaue Medium für unser Auge eher grösser erscheint als durch die rote Scheibe (soweit eine derartige Helligkeitsvergleichung ungleicher Farben überhaupt möglich ist, wobei eine gewisse Willkür nicht auszuschliessen ist).

Licht, welches durch eine gesättigte Lösung von Kaliumbichromat seines ganzen Anteils an blauen und violetten Strahlen beraubt worden war, entfaltete ebenfalls eine sehr deutliche Reizwirkung.

Es scheint demnach, als ob das gesamte sichtbare Spektrum mit Ausnahme des Rot die für die Sandmuschel reizend wirkende Energie enthalte. Weitere Untersuchungen in dieser Hinsicht wären jedoch wünschenswert.

Der gleiche Helligkeitszuwachs wirkt stärker reizend bei mässiger absoluter Helligkeit, als bei grosser Helligkeit, was sich vielleicht daraus erklärt, dass die Tiere im Freileben sich in einer Region aufhalten, wo überhaupt nur mässige Helligkeitsgrade, dagegen wohl nie hohe Lichtintensitäten zur Einwirkung auf ihre lichtempfindlichen Teile kommen werden.

Dass der Helligkeitswechsel und nicht die herrschende absolute Helligkeit maassgebend für die Reaktion der Muscheln ist (solange es sich nicht um hohe Hellig-

keitsgrade handelt, welche auch dauernd als Reiz wirken) geht aus dem folgenden Versuche hervor.

Ich beschattete den Behälter der Psammobien durch eine grosse matte Glasscheibe, stellte vor diese noch ein Blatt weissen Papieres und endlich vor dieses ein Stück undurchsichtigen Kartons. Nachdem die Tiere in dem hierdurch erzielten Dunkel ihre Siphonen ausgestreckt hatten, zog ich den Karton fort: Der Helligkeitszuwachs wirkte als Reiz und liess die Siphonen sich verkürzen. Da aber die Helligkeit immer noch gering war, streckten sie sich bald wieder wie früher aus. Zog ich jetzt, nachdem dies geschehen war, auch das durchscheinende weisse Papier weg, so erfolgte abermals eine Verkürzung, um nach etlichen Minuten wieder von einer erneuten Verlängerung der Siphonen gefolgt zu werden. Durch Wegziehen der Glasscheibe konnte der Versuch noch ein drittes Mal ausgeführt werden.

Auf die Thatsache, dass die Siphonen der Psammobia hochgradig lichtempfindlich sind, ohne doch eine Spur von dem von manchen Autoren für die Lichtempfindlichkeit so wichtig gehaltenen Pigmente zu entfalten, habe ich schon oben hingewiesen. Hier sei nur noch erwähnt, dass es sich leicht zeigen lässt, dass die pigmentfreien Siphonen wirklich Sitz der Lichtempfindlichkeit sind. Erstens reagieren Siphonen von Sandmuscheln, deren übriger Körper im Sande vergraben ist, deutlich auf Helligkeitszuwachs durch Schluss und Rückzug, und zweitens lässt sich auch künstlich die Versuchsanordnung so treffen, dass nur die Siphonen von einem schmalen Lichtstreif getroffen werden, während die Beleuchtung

des übrigen Körpers konstant bleibt. Auch in diesem Fall reagieren die Siphonen prompt.

Auf der anderen Seite liefert isolierte Belichtung des Körpers der Muschel mit Ausschluss der Siphonen den Beweis dafür, dass letztere nicht der alleinige Sitz der Lichtempfindlichkeit sind. Dem zwischen den Schalen vorquellenden Mantelrande ist vielmehr ebenfalls eine gewisse Lichtempfindlichkeit eigen, die sich darin äussert, dass er, isoliert belichtet, etwas zurückgezogen wird.

Zweifelhaft kann es erscheinen, ob das den Fuss bekleidende Epithel ebenfalls Sitz des Lichtsinnes ist. Dass der Fuss, wenn er zufällig einmal herausgestreckt war, bei Belichtung des ganzen Tieres zurückgezogen und dann gewöhnlich alsbald zum Zwecke der Flucht heftig ausgestossen wurde, beweist nichts für seine Lichtempfindlichkeit, und isolierte Belichtung gelang mir wegen unzureichender Hilfsmittel nicht. Gegen chemische und mechanische Reize ist das Epithel des Fusses empfindlich.

Ich habe auch die Schattenempfindlichkeit der Psammobia, d. h. ihr Verhalten bei plötzlicher Verminderung der Helligkeit, untersucht, mich aber lange vergeblich bemüht, hier überhaupt irgend eine Reaktion zu erzielen. Erst als ich den Versuch nach mehrstündigem absolutem Ungestörtsein der Tiere ausführte, gelang es mir, Bewegungen zu beobachten, die zweifellos mit der Beschattung in ursächlichem Zusammenhange standen. Dieselben sind aber von den Belichtungsreaktionen weit verschieden und an Energie mit jenen nicht zu vergleichen; sie bestehen in unbedeutenden, oft kaum sichtbaren seit-

lichen Bewegungen der ausgestreckten Siphonen. Verkürzung als Beschattungsreaktion sah ich nie.

An Empfindlichkeit gegen Helligkeitszunahme kommt, wie oben bemerkt, keine andere mir bekannte Muschel, überhaupt kein anderes augenloses Tier der Psammobia gleich. In etwas geringerer Ausbildung jedoch ist die Lichtempfidlichkeit, oft neben ausgeprägter Schattenempfindlichkeit› bei den augenlosen Muscheln weit verbreitet. Am stärksten nächst Psammobia reagieren wohl Solen siliqua und Solen ensis. Ich beschreibe deren Verhalten unten näher.

Von Muscheln, welche gleichwie Psammobia nur auf Licht, nicht, oder ganz schwach auf Schatten reagieren, kann ich noch Capsa fragilis und Lima hians nennen.

Die äusserst träge kleine Capsa streckt ihre zarten, kaum 1 cm langen Siphonen nur bei vollkommener Ruhe der Umgebung aus und reagiert durch Einziehen derselben schwach und unsicher auf Belichtung, gar nicht auf Beschattung.

Etwas interessanter ist das Verhalten der bekannten nesterbauenden Feilenmuschel, Lima hians. Im dunklen Schatten sah ich dies durch seine lebhaften Farben und das rege Spiel seiner zahlreichen Mantelrandfäden auffallende Tier meist andauernd in unruhiger Bewegung, die Fäden bewegend und in kleinen Absätzen umherschwimmend. Wurde jetzt plötzlich die Helligkeit durch Wegnahme einer schattenwerfenden Wand erhöht, so verkürzten sich mit einem Male sämtliche Tentakelfäden, und das Tier machte einen oder mehrere grosse Sätze

durchs Wasser, ganz augenscheinlich in direkter Folge der Belichtung, wie häufige Wiederholung des Versuches zeigte.

b) Schattenempfindliche Acephalen, Ostrea, Unio.

Dem oben über die Beschattungsreaktion der genannten beiden asiphoniaten Muschelarten Gesagten (s. S. 19 f.) habe ich wenig hinzuzufügen.

Die Schattenempfindlichkeit der Auster hat Ryder zuerst gefunden, Patten hat sie ebenfalls bemerkt. Von Rawitz (Mantelrand der Acephalen, Teil I) wurde die Richtigkeit der Angabe aufs bestimmteste bestritten, und zwar auf Grund eigener Experimente.

Gegen Ryders und Pattens Versuch führt Rawitz folgende Einwände ins Feld:

1) Die Auster zieht sehr häufig die vorgestreckten Tentakel ein und schliesst schnell die Schalen, ohne dass auch nur die geringste Veränderung in der Intensität der Beleuchtung vorgenommen wurde.

2) „Ebenso oft, wie die vorbeigeführte Hand einen Schalenschluss bewirkt, mindestens ebenso oft, meist viel häufiger bleibt das stets in der gleichen Weise ausgeführte Experiment wirkungslos; der Schalenschluss ist also etwas rein zufälliges und in keiner Weise auf Lichtempfindlichkeit zurückzuführen."

3) Wenn man die Austern dauernd beschattet, „schliessen sie ihre Schalen, und öffnen sie wieder oder halten sie offen, ohne sie zu schliessen, je nach ihrem Belieben, unbekümmert um Schatten oder Licht."

Dies ist alles Wort für Wort richtig, unrichtig aber ist der Schluss daraus, die Austern seien „blind", sie

können Licht und Schatten nicht wahrnehmen. Ich schlage Herrn Rawitz den Versuch in folgender Anordnung zur Nachprüfung vor.

Einige lebenskräftige Austern werden in einem genügend grossen Glasgefäss mit frischem Seewasser (oder, zu einem unten anzugebenden Zwecke, besser noch in zwei Gefässe verteilt) des Abends auf einem inmitten des Zimmers stehenden Tisch nahe der dem Fenster zugekehrten Tischkante gestellt, und zwar so, dass sich die Schalen der Muscheln nach der Fensterseite öffnen.

Morgens früh, wenn die Austern noch auf keine Weise gestört worden sind, nähert man sich ihnen von hinten her (d. h. von der dem Fenster entgegengesetzten Seite) möglichst vorsichtig und geräuschlos und überzeugt sich dabei, dass sämtliche Austern ihre Schalen etwa einen Centimeter weit geöffnet haben und auch durch die behutsame Annäherung in keiner Weise erschreckt oder erregt worden sind.

Bringt man jetzt einen undurchsichtigen, schattenwerfenden Gegenstand plötzlich zwischen Fenster und Tisch, so dass die Austern des einen Glases beschattet werden, so klappen diese alle mit einem Schlage ihre Schalen zu, um sie gewöhnlich erst nach Stunden wieder zu öffnen. Zum Beweise dafür, dass nicht etwa ein Geräusch oder eine Erschütterung die Ursache dieser Reaktion waren, sondern wirklich der Schatten, bleiben die Austern in dem zweiten Gefässe, auf welches der Schatten nicht fiel, regungslos, mit geöffneten Schalen. Auch sie schliessen ihre Schalen, sowie der Schatten auf sie hinübergelenkt wird.

Wer dieses Experiment, das ich öfters angestellt habe und nie misslingen sah, ausgeführt und gesehen hat, mit

welcher Präcision der Schalenschluss auf die Beschattung folgt, kann keinen Augenblick im Zweifel sein, dass die Austern, obgleich sie keine Augen im morphologischen Sinne haben, doch im Besitze von Sinnesorganen sein müssen, welche sie zur Wahrnehmung des Helligkeitswechsels in hohem Grade befähigen.

Uebrigens ist es keineswegs Bedingung für das Zustandekommen der Beschattungsreaktion, dass der Versuch am Morgen, d. h. nach einer zwölfstündigen ungestörten Ruhe der Tiere erfolge, es genügt, wenn man die Austern nur etwa 2 bis 3 Stunden vor jedem jähen Helligkeitswechsel und stärkerer Erschütterung schützt. Sie reagieren dann in den meisten Fällen prompt auf den Schattenreiz. In einem Zimmer aber, wo viel hin- und hergegangen wird und die Tiere öfterem Wechsel zwischen Licht und Schatten ausgesetzt sind, wird man vergeblich versuchen, die Beschattungsreaktion zu erzielen.

Von unseren einheimischen Acephalen ist Unio pictorum die einzige, mit der ich experimentiert habe. Ihre Reaktion ist weniger energisch und auch etwas unsicherer als die der Auster. Liegt sie halb im Schlamme vergraben, so macht sich der als Folge der Schattenreizung auftretende Schalenschluss oft durch das heftige Ausstossen des Wassers bemerklich, wobei der Schlamm aufgewühlt und das Wasser in der Umgebung des Tieres getrübt wird. Im Zustande geringerer Erregbarkeit, wie ich ihn öfters sah, besteht die Reaktion gewöhnlich nur in einer Bewegung des Mantels; die beiden mit fransenförmigen Hervorragungen besetzten Mantellappen, welche zusammen den Atem- und Kloakenschlitz bilden, legen

sich gegeneinander, die Oeffnung des Mantelraumes verschliessend, und werden dabei auch etwas zurückgezogen.

Diese fransenbesetzten Mantelränder dürften der hauptsächlichste Sitz der lichtempfindlichen Nervenelemente sein.

c) Licht- und schattenempfindliche Acephalen (Cardium, Venus, Pholas).

Fälle wie die bisher angeführten, in welchen Muscheln entweder nur auf Zunahme oder nur auf Abnahme der Helligkeit reagieren, scheinen Seltenheiten zu sein. Die Mehrzahl aller Muscheln, die überhaupt Empfindungsorgane für den Helligkeitswechsel haben, reagieren auch motorisch auf den Wechsel in beiderlei Sinn.

Fast jede Art bietet hier besondere Eigentümlichkeiten in den Bedingungen für das Auftreten der Reaktion und in deren Form dar. Ich habe meine Untersuchungen jedoch auf eine relativ kleine Zahl von Arten beschränkt, um von diesen dafür um so zahlreichere Exemplare verwenden und die Versuche in verschiedener Weise abändern zu können. Dass namentlich die Schattenempfindlichkeit auch bei andern als den von mir untersuchten Muscheln weitverbreitet ist, geht aus den Angaben von Sharp und Patten hervor, welche freilich sich in experimentellen Teilen ihrer Arbeit äusserst kurz fassen und nur angeben, dass die betreffenden Tiere auf Beschattung durch die vorgehaltene Hand reagierten.

Ich habe meine Beobachtungen, abgesehen von den im bisherigen schon genannten Arten, auf folgende Arten ausgedehnt:

Cardita sulcata, Cardium aculeatum, C. oblongum, C. tuberculatum, Cytherea chione, Lithodomus dactylus,

Loripes lacteus, Mactra helvacea, M. stultorum, Pholas dactylus, Solecurtus strigillatus, Solen ensis, S. siliqua, Tapes decussata, Tellina complanata, T. nitida, Venus gallina und V. verrucosa.

Nach Angaben früherer Autoren sind von augenlosen Muscheln noch schattenempfindlich Cardium edule (Drost), Mactra solidissima und Solen vagina (Sharp), Avicula und Pinna (Patten).

Unempfindlich gegen Licht wie gegen Schatten fand ich unter den genannten Arten nur drei, nämlich Cardita, Loripes und Solecurtus. Bezüglich der Exemplare von Cardita ist es mir jedoch fraglich, ob dieselbe auch unter normaleren Verhältnissen, als sie sie im Aquarium vorfindet, sich so unempfindlich zeigen würde. Meine Exemplare öffneten die Schalen nur so wenig, dass das Ausbleiben einer Reaktion (die hier nur in völligem Schalenschlusse hätte bestehen können) nicht auffallen kann.

Loripes und Solecurtus scheinen indessen absolut gleichgiltig gegen den Helligkeitswechsel zu sein.

Gehen wir gleich zum anderen Extrem, so dürften als empfindlichste unter den genannten Muscheln wohl gelten Venus verrucosa und. V. gallina, nächst diesen Cytherea und Cardium.

Diese Muscheln sind in dem zum Versuche geeigneten Zustande, wenn sie, halb im Sande eingegraben, ihre kurzen Siphonen entfaltet und nach oben gerichtet haben und in diesem Zustande längere Zeit, etwa eine Stunde, ungestört geblieben sind.

Ueber den Grad der Empfindlichkeit, die Art der Reaktion und die rasche Gewöhnung an den Reiz des

Schattens ist oben schon das Nötige gesagt. Hier sind daher nur noch einige ergänzende Zusätze zu machen.

Während, wie erwähnt, bei der Belichtungsreaktion der Psammobia vespertina vor Eintritt der motorischen Reaktion eine Latenzzeit von etwa einer Sekunde verstreicht und auch bei Ostrea und Unio eine Latenzperiode deutlich zu beobachten ist, ist dies bei den oben genannten Muscheln (Venus, Cardium) nicht der Fall. Die Latenzzeit ist hier so kurz, dass sie kaum bemerkbar ist und man den Eindruck hat, als ob Reizung und Reaktion fast gleichzeitig erfolgten. Auch bei den anderen schattenempfindlichen Muscheln gilt ähnliches, mit Ausnahme von Pholas, die einer gesonderten Besprechung bedarf.

Zum Zustandekommen der Reizung ist es nicht notwendig, dass der Zustand herabgesetzter Beleuchtung lange Zeit andauert, der Schatten also auf den empfindlichen Teilen verweilt, sondern der Eindruck ist momentan entstehend. Daher wirkt der Schatten eines Bleistiftes auch dann noch reizend, wenn er ganz rasch über die Siphonen hinstreift, wobei die letzteren also nur über den Bruchteil einer Sekunde beschattet werden. Dies gilt in ähnlicher Weise auch für Pholas dactylus. Da die Reaktion hier relativ spät, etwa nach 3 Sekunden erfolgt, kann bei ihrem Eintreten der Reiz schon wieder aufgehört haben. In der That reicht auch eine kurz dauernde Beschattung (oder auch helle Belichtung) bei Pholas aus, um eine nachträgliche Reaktion auszulösen.

Interessant ist der Anblick, den ein mit verschiedenartigen Muscheln besetztes grösseres Aquarium bietet, wenn man einen Schatten über dasselbe hinstreifen lässt.

Die verschiedenen Arten von Pecten, welche bekanntlich Augen in erheblicher Zahl am Mantelrande tragen, schliessen ihre Schalen schon, wenn man nur in die Nähe kommt, ohne dass ein Schatten auf sie gefallen wäre. Bewegte ich nun ein Stück schwarzen Kartons über das Aquarium hin, so dass successive dessen einzelne Teile beschattet wurden, so konnte man sehen, wie es überall im Sande sich regte, wo der Schatten hinfiel. Hatte man vorher sich den Aufenthaltsort der einzelnen Muscheln gemerkt, die nur an ihren vorstehenden Siphomündungen und teilweise an vorragenden Stücken der Schale kenntlich sind, so kann man auch die Verschiedenheiten der Reaktionen bei den einzelnen Tieren erkennen.

Venus verrucosa und die kleine Venus gallina schliessen blitzschnell ihre kleinen dunkelpigmentierten Siphonen und erstere verschwindet durch eine unsichtbare Bewegung ihres im Sande steckenden Fusses wie in einer Versenkung, so dass aus der sich bildenden Grube höchstens noch ein kleines Stückchen der Schale hervorsieht. Gleichzeitig verrät sich Cytherea, die sich im Sande fast vollständig zu verstecken pflegt (— nur die Siphomündungen schauen hervor —), durch das heftige Zusammenzucken unter dem Einflusse des Schattens, Cardium schliesst wenigstens vorübergehend seine Siphonen, einzelne Exemplare klappen auch wohl die Schale zu.

Langsam und träge folgen diesen empfindlichen Tieren die anderen mit ihren Reaktionsbewegungen nach, Tapes decussata, Pholas dactylus etc. Tellina complanata und nitida reagieren unsicher und schwach, weit deutlicher Mactra stultorum, die verschiedenen Arten von Solen und die grosse plumpe Mactra helvacea. Alle die letztgenannten Tiere erreichen jedoch niemals die blitzartige Schnelligkeit,

mit der Venus gallina und Cardium ihre Siphonen schliessen oder zurückziehen, Cytherea ihre Schalen schliesst und Venus verrucosa im Sande verschwindet.

Noch leichter als bei der Auster, bei welcher erfolgreiche Beschattungsversuche längere, ungestörte Ruhe zur Voraussetzung haben, könnte man bei der asiphoniaten Bohrmuschel Lithodomus dactylus in den Irrtum verfallen, sie für unempfindlich gegen Licht und Schatten zu halten. Unter den gleichen Verhältnissen untersucht, wie die anderen bisher genannten Muscheln, pflegt Lithodomus weder auf Belichtung noch auf Beschattung irgendwie zu reagieren, manche Exemplare sind überhaupt, selbst bei vollkommener Ruhe, gar nicht dahin zu bringen, ihre Schalen zu öffnen und ihren pigmentierten Mantelrand vorzustrecken. Schliesslich gelang es mir, bei einigen Individuen morgens, wenn ich ins Zimmer trat, wo sich die Muscheln die ganze Nacht hindurch ungestört befunden hatten, durch vorsichtige Beschattung Reaktion auszulösen, und zwar eine sehr energische, indem das Tier, sowie der Schatten es traf, mit Vehemenz die Schalen schloss, um sie jetzt stundenlang geschlossen zu halten. Während des ganzen Tages gelang es dann nicht zum zweiten Male, den Versuch mit Erfolg auszuführen.

Bei Lithodomus lässt sich nun aber deutlicher als bei den anderen Muscheln eine Steigerung der Erregbarkeit durch Wärme erzeugen. Ich setzte dem Wasser, in dem die Tiere sich befanden, warmes Wasser so lange zu, bis eine Temperatur von 25 bis 27 ° C. erreicht war. Jetzt öffneten erstens die Bohrmuscheln häufiger und länger ihre Schalen und reagierten zweitens auch

weit sicherer. Es bedurfte nach jedem Versuche nur einer Ruhepause von einer Stunde, um ihn mit dem gleichen Erfolge wiederholen zu können.

Auch die oben erwähnte geringfügige Reaktion bei Capsa fragilis war in kaltem Wasser nie zu erzeugen, sie trat nur in leicht erwärmtem Wasser auf.

Fast alle die genannten Muscheln, deren Beschattungsreaktion ich soeben beschrieben habe, sind auch für den Uebergang von Dunkel zu Hell empfindlich, wie dies ja eigentlich zu erwarten ist, da ein Sinnesorgan kaum denkbar wäre, welches durch den Wechsel der Helligkeit in einem Sinne stark erregt würde, gegen den Wechsel im umgekehrten Sinne dagegen unempfindlich wäre.

Bemerkenswert ist nun aber, dass die Belichtungsreaktion von der Beschattungsreaktion, mit Ausnahme von Mactra stultorum und Pholas dactylus, durchaus verschieden ist. Schon oben hatte ich Gelegenheit, zu bemerken, dass die Reaktion von Psammobia auf Helligkeitszunahme und Abnahme sehr verschieden ist, sowohl nach der Art der eintretenden Bewegung, wie namentlich nach deren Energie. Dort ist die Lichtwirkung die stark in die Augen fallende, die Schattenwirkung höchst unbedeutend, umgekehrt bei Venus, Cardium, Cytherea ist es die Schattenreaktion, die wegen ihres raschen und energischen Ablaufes am meisten auffällt, während die Lichtreaktion schon eine sorgfältige Beobachtung verlangt. Wie Psammobia, vom hellen Lichte getroffen, Rückzugsbewegungen macht, so die anderen Muscheln bei der Beschattung; die Schattenreaktion bei jener, die Lichtreaktion bei diesen ist mehr etwas accidentelles, ein Vor-

gang, dessen Zweck nicht erkennbar ist, der uns aber doch bekundet, dass das Tier auch für diese Form des Reizes empfänglich ist.

Diese Belichtungsreaktionen haben eine lange Latenzzeit, 3 bis 4 Sekunden; sie treten ausserdem bei ganz kurz dauernder Belichtung überhaupt nicht ein.

Cytherea chione pflegt bei Belichtung mit diffusem Tageslichte — von der Wirkung direkter Sonnenbestrahlung sehe ich hier ganz ab — langsam die Siphonen als Ganzes ein wenig zu bewegen, ohne sie indessen für gewöhnlich zu verkürzen; Mactra helvacea und Tapes decussata dagegen verkürzen die Siphonen langsam, doch kommt es selten zu völligem Einziehen derselben. Bei Mactra stultorum ist die Licht- und die Schattenreaktion nahezu die gleiche; in beiden Fällen kommt es vor, dass einige Sekunden, nachdem der Sipho reagiert hat, noch eine Gesamtreaktion des Tieres folgt, indem dieses durch Ausstossen des Fusses zu entfliehen sucht.

Geringer noch als bei den eben genannten Arten ist die Reaktion der langen, dünnen Siphonen von Tellina nitida und complanata. Lithodomus bewegt, hell beleuchtet, den Mantelrand ein wenig und zieht rasch den ausgestreckten Fuss ein. Letzteres ist auch bei Unio und Psammobia zu bemerken. Unio lässt oft stunden- oder tagelang den Fuss aus der Schale hervorgestreckt, und zwar sowohl im Dunklen wie im Hellen. Wird aber das Tier längere Zeit beschattet und dann plötzlich beleuchtet (auch das Licht einer Kerze reicht hierzu aus), so zieht es häufig, nicht immer, den Fuss zurück, ohne indessen die Schalen zu schliessen. Reaktion des papillenbesetzten Mantelrandes ist dabei gewöhnlich nicht zu bemerken.

Aus diesen Beobachtungen allein, wie aus den oben angeführten an Psammobia, dürfte freilich der Schluss noch nicht gerechtfertigt erscheinen, dass auch der Fuss selbst in seiner Epithelialbedeckung nervöse Elemente enthalte, welche zur Lichtwahrnehmung spezifisch befähigt wären. Es könnte sehr wohl der Mantelrand bei diesen Versuchen als reizaufnehmendes Organ, der Fuss bloss als motorisch reagierendes Organ funktioniert haben. Trotzdem glaube ich, dass die Annahme der Empfindlichkeit des Fusses selbst für Lichtreize einige Wahrscheinlichkeit für sich hat. Zunächst ist es zweifellos, nach Untersuchungen von R. Dubois, die ich bestätigen kann, dass der Fuss der Bohrmuschel Pholas dactylus durch Licht reizbar ist. Bei dieser, wie bei den genannten anderen Muscheln ist der Fuss auch in hohem Grade empfindlich sowohl für mechanische, wie namentlich für chemische Reize.

Auch die Art, wie der Fuss unter dem Einflusse des Lichtes sich bewegt, dieses langsame Zurückziehen, spricht dafür, dass der Fuss selbst in einer dem Tiere unangenehmen Weise vom Lichte gereizt wird. Ein anderer Grund für das Zurückziehen des Fusses lässt sich nicht auffinden, vor allem liegt der Grund nicht darin, dass das Tier etwa seine Schalen schliessen wollte, um den zweifellos lichtempfindlichen Mantelrand dem Lichte zu entziehen. Dies geschieht weder bei Unio, noch bei Lithodomus oder Pholas; sondern wenn der grösste Teil des Fusses dem Lichte entzogen ist, kommt die Reaktion zum Stillstande, die Schale bleibt offen.

Etwas verschieden von den bisher beschriebenen sind die Belichtungsreaktionen bei Venus (gallina und verrucosa) und bei Cardium (tuberculatum, oblongum und aculeatum). Die unter dem Einflusse der Helligkeitszunahme eintretende Bewegung ist hier der Verdunklungsreaktion insofern gewissermasssen entgegengesetzt, als sie zunächst in einer weiteren Eröffnung der Siphomündungen besteht, welche bei Venus beide Siphonen, bei Cardium vorzugsweise den weiteren Sipho (Einfuhr- oder Kiemensipho) betrifft. Sie entsteht ziemlich langsam, mit erheblicher Latenzzeit (2 bis 3 Sekunden). Schon während der weiteren Entfaltung der Siphomündungen, zuweilen auch einige Sekunden später, ist ein langsames Tiefertreten beider Siphonen samt deren nächster Umgebung um einige Millimeter bemerklich, besonders deutlich bei Cardium, bei welchem zugleich noch die zahlreichen Tentakel, welche die Siphonen umgeben und die vermeintlichen Augen früherer Autoren tragen sollten, sich unruhig hin und her krümmen.

Die Siphonen selbst bleiben dabei unverkürzt (im Gegensatze zu Pholas, Tapes, Mactra, Psammobia), sie werden offenbar passiv mit den Teilen des Mantels, aus welchen sie hervorgehen, tiefer gezogen.

Nicht selten folgt auf diese lokale Reaktion eine allgemeine, namentlich bei Venus gallina, indem das Tier durch heftiges Ausstossen des Fusses sich fortschnellt, um dem offenbar belästigenden Lichteinflusse sich zu entziehen. Dauert die helle Belichtung längere Zeit an, oder fällt gar Sonnenlicht in den Behälter, so geraten auch die Cardien in Aufregung, graben sich ein oder schnellen sich wild umher.

Wie merkwürdige Unterschiede im Verhalten oft nahe verwandter Arten vorkommen können, zeigt der Vergleich zwischen Solen siliqua und Solen ensis. Letztere Muschel reagiert ähnlich wie Cardium, d. h. sie schliesst bei Beschattung prompt ihre Siphonen, bei Belichtung werden die Siphonen, ohne geschlossen zu werden, mit samt dem Mantelteile, dem sie entspringen, ein wenig zurückgezogen unter unruhiger Bewegung der Siphopapillen; zuweilen werden dabei auch die Mündungen etwas erweitert. Dann folgen mehrere lebhafte Stösse mit dem Fusse.

Solen siliqua verhält sich in Beziehung auf die Siphoreaktion umgekehrt; sie öffnet die Siphonen bei Beschattung sofort weiter, schiebt sie auch im ganzen etwas weiter vor, schliesst und retrahiert sie dagegen bei Belichtung, und zwar oft schon bei äusserst geringem Helligkeitszuwachs.

Die Stossbewegung des Fusses ist auch hier an den Reiz des hellen Lichtes geknüpft.

d. Pholas dactylus.

Eine besondere Stellung unter den lichtempfindlichen Muscheln nimmt die Bohrmuschel Pholas dactylus ein, an welcher R. Dubois seine eingehenden Untersuchungen angestellt hat. Die Art ihrer Reaktion ist von derjenigen der bisher erwähnten Muscheln in mehreren Punkten verschieden, was darin seinen Grund hat, dass die Bewegungen dieses Tieres weit langsamer sind, als bei jenen anderen Muscheln. Vor allem sind die Bewegungen des Sipho träger. Zu entfliehen vermag dies Tier bekanntlich deshalb nicht, weil sein Fuss ganz klein

und zum raschen Eingraben in den Sand untauglich ist. Die Schalen sind sehr zerbrechlich.

Pholas reagiert sowohl auf Helligkeitszunahme, wie auf Beschattung, und zwar auf beiderlei Reize in gleicher Weise. Sie besitzt eine doppelte Art zu reagieren, eine lokale Reaktionsbewegung, welche in leichter, langsamer Verkürzung des Doppelsipho, sowie im Verschlusse von dessen papillenumkränzter Mündung besteht; die andere Art von Reizerfolg besteht in einer raschen, energischen Verkürzung des Siphorohres, welche gewöhnlich ruckweise erfolgt. Stets geht die erstgenannte Bewegung der zweiten voraus, letztere folgt überhaupt nur bei starker Reizung und erfolgt um so sicherer und um so schneller nach Einwirkung des Reizes, je stärker der Reiz war.

Die Empfindlichkeit ist eine grössere, wenn der Sipho weit ausgestreckt ist, als wenn er nur etwa um einen Centimeter den Schalenrand überragt. Gelegentlich sei hier bemerkt, dass ich die Tiere niemals ihre Siphonen weit ausstrecken sah, wenn die über ihnen lastende Wassersäule sehr niedrig (etwa 5 cm hoch) war; es war hierfür vielmehr Erfordernis, dass die Muscheln sich mindestens 10 bis 15 cm unter dem Wasserspiegel befanden.

In letzterem Falle reagierten die Tiere kräftiger als in flachem Wasser. Ob die Empfindlichkeit durch den Wasserdruck direkt beeinflusst wird, oder ob die grössere Empfindlichkeit nur auf der in grösserer Ausdehnung blossliegenden Siphooberfläche beruhte, muss zunächst dahin gestellt beiben. Ich konnte nur feststellen, dass von zwei Tieren, die in gleich tiefem Wasser sich befanden, im allgemeinen dasjenige stärker reagierte, welches seinen Sipho weiter ausgestreckt hatte; ob ein Individuum bei verschiedenen Wasserständen, aber gleicher Sipholäge

verschiedene Empfindlichkeit besass, konnte ich bis jetzt nicht ermitteln.

Uebrigens entfalten auch manche der anderen genannten Muscheln (Cardium z. B.) ihre Siphonen nicht gerne im flachen Wasser.

Sowohl Belichtungs-, wie Beschattungsreaktion haben eine erhebliche Latenzzeit, und wenn man nur etwa eine Sekunde lang beschattet, erhält man die hierdurch ausgelöste Reaktion erst nachträglich. Solche kurzdauernde Beschattungen lösen nur geringfügige Bewegungen aus, nie eine ausgiebige Verkürzung des Sipho. Solche tritt nur bei einer mehrere Sekunden dauernden Beschattung ein, (ebenso nach Aufenthalt im Schatten bei einer Belichtung während mehrerer Sekunden). Es genügen schon ausserordentlich geringe Differenzen in der Helligkeit, namentlich im Sinne der Abnahme, um Reaktion auszulösen.

Beschattet man ein vorher in mässiger Helligkeit gehaltenes Exemplar von Pholas längere Zeit, so ist das gewöhnlich zu beobachtende Verhalten folgendes: 2 bis $2^1/_2$ Sekunden lang ist gar keine Wirkung bemerklich, um diesen Zeitpunkt verkürzt sich der Sipho unter Schliessung der Ostien um einige Millimeter; dann tritt Ruhe ein. Nach einigen Sekunden eine erneute Verkürzung, dann wiederum Ruhe; es folgen noch einige unbedeutende Verkürzungen, dann nach etwa 15 bis 20 Sekunden eine plötzliche Verlängerung mit Oeffnung der Ostien, also Herstellung des Anfangszustandes.

2. Gasteropoden.

Bezüglich der Reaktionen der Schnecken ist dem oben Gesagten wenig hinzuzufügen.

Auffallend war es mir, dass die beschriebenen Reaktionsbewegungen, die bei vielen Exemplaren jedesmal prompt eintraten, zu anderen Zeiten, bei anderen Individuen, entweder ganz ausblieben oder doch nur schwach angedeutet waren. Dies war sowohl bei den unverletzten, wie bei den der Augen beraubten Exemplaren der Fall. Einen genügenden Grund habe ich für diese Erscheinung nicht finden können. Wahrscheinlich beruht die ungleiche Erregbarbeit auf verschiedenem Ernährungs- und Entwicklungszustande der einzelnen, zu verschiedenen Zeiten gefangenen Individuen. Die zu einer und derselben Zeit eingesammelten Schnecken zeigten stets nur geringe Verschiedenheiten in ihrem Verhalten.

Nach der Fühleramputation pflegten sich die Schnecken, wie nach jedem heftigen Reize, in ihre Schale zurückzuziehen, konnten dann aber, wie auch zu jeder späteren Zeit, durch einen lauwarmen Sprühregen oder durch kurzes Eintauchen in nicht zu kaltes Wasser wieder zum Umherkriechen veranlasst werden.

Manche Exemplare, namentlich von Helix pomatia, ermöglichen einen Versuch, der die Entbehrlichkeit der Fühler für die Lichtwahrnehmung auch ohne Amputation der Fühler zeigen lässt, nämlich dadurch, dass sie zuweilen stundenlang in einem Zustande verharren, wobei der Körper sich wie beim Kriechen ausserhalb der Schale befindet, die 4 Fühler aber vollständig eingestülpt sind, somit vom Lichte bezw. Schatten nicht wohl affiziert werden können. Plötzliche Beschattung lässt ein solches Tier gerade so sicher und so heftig zurückzucken wie ein anderes, welches seine Fühler ausstreckt und dabei noch im Besitze seiner Augen ist.

Die vier von mir zu Versuchen verwendeten Arten von Schnecken zeigen gewisse constante Unterschiede in ihrem Empfindlichkeitsgrade, in der Art, dass Helix hortensis am empfindlichsten ist, am stärksten und sichersten reagiert; dann kommt Helix pomatia, Helix arbustorum und in letzter Linie der schalenlose Limax agrestis, dessen Reaktion fast ausschliesslich in Einstülpung der Fühler besteht, während die anderen Arten, namentlich die zwei erstgenannten, wie erwähnt, meist auch durch Rückzug des Kopfes oder zuweilen durch Rückzug in die Schale reagieren.

Die sämtlichen, genannten Schneckenarten zeigen auch eine Belichtungsreaktion. Bei Helix hortensis ist dieselbe zuweilen der Beschattungsreaktion sehr ähnlich, öfters aber besteht sie auch, wie stets bei Helix pomatia, in schwer zu beschreibenden, weil beinahe jedesmal wieder anderen Bewegungen des Kopfes oder der Fühler. Es besteht durchaus keine Regelmässigkeit in diesen, übrigens langsam ablaufenden und wenig energischen Bewegungen*).

---

*) V. Willem ([79]) hat ebenfalls Beobachtungen über den Lichtsinn der Schnecken gemacht, jedoch nach der mir nicht einwandfrei scheinenden Methode V. Grabers (Zweikammerprinzip), wobei den Tieren die Wahl zwischen zwei verschieden hellen Aufenthaltsorten gelassen war und aus der Verteilung der Tiere Schlüsse auf ihre Empfindlichkeit gezogen wurden. Willem fasst sein Resultat folgendermassen zusammen (l. c. p. 248):

„Il existe, chez les Gastropodes pulmonés, des perceptions dermatoptiques, elles se manifestent, chez les différents espèces, par des réactions d'une intensité fort variable. Ainsi, la réaction provoquée chez des Helix aspersa aveuglés, en un laps de temps de quinze minutes, par les sensations dermatoptiques, a une valeur sensiblément égale à la moitié de celle que produirait l'ensemble des perceptions lumineuses chez des individus normaux; chez les Helix nemoralis, le rapport de ces deux valeurs est approximativement un huitième."

Wie bei den Muscheln tritt auch bei den Schnecken eine ausserordentlich rasche Gewöhnung an den Schattenreiz ein. Selten gelingt es, zweimal in kürzerer Zeit nacheinander die Reaktion auszulösen.

An dem seltsamen Weichtiere Dentalium elephantinum hat de Lacaze-Duthiers Beobachtungen angestellt, welche zeigen, dass auch dieses augenlose Wesen einen Lichtsinn besitzt. Die betreffende Notiz lautet ([36] S. 25):

„Le Dentale ressent l'impression de la lumière; on le voit rentrer son pied, si l'on fait tomber sur lui un rayon de soleil. La même chose s'observe quand on approche un flambeau, l'animal rentre dans sa coquille; et cela se rapport bien à une particularité de moeurs. Il se déplace pendant la nuit, surtout au commencement."

3. Würmer.

An Würmern habe ich bezüglich des Lichtsinnes wenig experimentiert, doch habe ich mich von dem Vorkommen von Licht- und Schattenreaktionen auch bei augenlosen Formen überzeugen können.

Die von Hoffmeister entdeckte, von Darwin bestätigte Lichtempfindlichkeit des Regenwurmes konnte auch ich konstatieren, fand sie aber, wie diejenige der Schnecken, nicht regelmässig nachweisbar.

Am Blutegel gelang es mir, trotzdem derselbe Augen besitzt und trotz verschiedenartiger Versuchsanordnungen, nicht, eine irgendwie zuverlässige Belichtungs- oder Beschattungsreaktion hervorzurufen.

Nachdem ich auch bei verschiedenen Röhrenwürmern der Gattungen Serpula und Protula vergeblich nach

Aeusserungen des Lichtsinnes gesucht hatte, fand ich in dem Röhrenwurm Spirographis Spallanzanii wieder ein Beispiel ausgeprägter Schattenempfindlichkeit. Es bedarf hier jedoch wieder ähnlicher Vorsichtsmassregeln wie zum Nachweis des Lichtsinnes der Austern.

Im grossen Würmerbassin im Neapeler Aquarium befindet sich stets eine Anzahl dieser Tiere. Um dem Publikum deren Erregbarkeit und tierische Natur zu zeigen — nach dem Aussehen könnte man diese Geschöpfe bekanntlich für unter Wasser blühende Blumen halten —, werden die Würmer von Zeit zu Zeit mittelst eines durchs Wasser bewegten Stockes gereizt, worauf die blumenartigen Kiemenkränze blitzschnell in der Röhre verschwinden.

Auf diesen tagsüber oft wiederholten Reizungen muss es wohl beruhen, dass man während des Tages die Würmer beschatten mag, so viel man will, ohne doch eine Reaktion zu erhalten. Kam ich morgens ins Aquarium, ehe Besucher dagewesen waren und ehe die Reizbarkeit der Würmer demonstriert worden war, so brauchte ich nur ein Buch oder einen sonstigen schattenwerfenden Gegenstand über das betreffende Aquariumsbassin zu halten, um sofort die vom Schatten getroffenen Würmer in ihre Röhre verschwinden zu sehen.

Bewegte ich den schattenwerfenden Gegenstand über das Bassin hin, so konnte ich zwar nicht alle, aber doch zahlreiche Exemplare der Spirographis in ihre Röhren zurückzujagen.

4. Arthropoden.

Die besten Versuche über den Lichtsinn augenloser Arthropoden, speziell Myriopoden verdanken wir F. Plateau[57]).

Plateaus Resultate, die ich an Geophilus eingehend nachgeprüft und im wesentlichen (doch s. u.) bestätigt gefunden habe, sind folgende:

1) „Les Myriopodes chilopodes aveugles perçoivent la lumière du jour et savent choisir entre cette lumière et l'obscurité;

2) chez les Myriopodes chilopodes munis d'yeux et chez les chilopodes dépourvus de ces organes, il faut, en général, un temps assez long pour que ces animaux s'aperçoivent qu'ils ont passé d'une obscurité relative ou complète à la lumière du jour;

3) la durée de cette période latente n'est pas plus grande chez les Myriopodes aveugles que chez lez Myriopodes munis d'yeux;

4) il résulte de la lenteur avec laquelle se fait la perception que lorsqu'un espace obscur est de faible étendue par rapport à la surface éclairée, les Myriopodes aveugles, quoique sensibles a la lumière, traversent cet espace sombre sans s'en apercevoir et ne savent plus le retrouver lorsqu'ils en ont dépassé les limites;

5) quand les Myriopodes chilopodes aveugles ou munis d'yeux, déposés sur le sol, s'introduisent avec empressement dans la première fente qu'ils rencontrent, cet acte n'est pas déterminé par le seul besoin de fuir la lumière; ces animaux cherchent en même temps un milieu humide et avec lequel la plus grande partie de la surface de leur corps soit en contact direct."

Auf die mannigfaltigen und sinnreichen Arten, wie Plateau die Versuche variierte, kann ich hier nicht eingehen. Von blinden Chilopoden verwendete er Geophilus und Cryptops, zum Vergleich zog er den mit Augen versehenen Lithobius heran.

Zu Punkt 2 bis 4 muss ich die Bemerkung machen, dass ich Geophilus, wenn er in einer teilweise beschatteten Glasröhre kroch, wiederholt, aber keineswegs regelmässig, an der Grenze zwischen hell und dunkel plötzlich stutzen sah, namentlich bei Uebergang aus dunkel in hell. Ich glaube daher, dass die Wahrnehmung des Helligkeitswechsels doch sehr rasch erfolgt, und das sehr häufige Ausbleiben der Reaktion nur darauf beruht, dass das Licht keinen deutlich beunruhigenden, störenden Einfluss ausübt. Die Stereotaxis überwiegt jedenfalls an Bedeutung für das Verhalten des Tieres die Phototaxis bei weitem.

Auf die Versuche von Loeb[38])[39]) u. a., welche das Vorkommen von Phototaxis (Heliotropismus) bei gewissen augenlosen Insekten und Insektenlarven beweisen, will ich hier nicht eingehen. Bei allen diesen Versuchen handelt es sich nicht um die Beobachtung von Bewegungen unter dem Einflusse plötzlichen Helligkeitswechsels, sondern um die Erzeugung von Bewegungen (Ortsveränderungen, Einstellungen) unter der Wirkung dauernder, einseitiger Belichtung.

5. Amphioxus lanceolatus.

Als ich mich im Jahre 1892 in der zoologischen Station zu Neapel u. a. auch mit der chemischen Reizbarkeit des Amphioxus beschäftigte, bemerkte ich eines

Tages, als ich ein Stück Karton vom Tische wegnahm, welches eine Schale mit diesen Lanzettfischchen beschattet hatte, dass diese Tiere im gleichen Augenblicke lebhaft umherzuschwimmen begannen. Weitere Versuche zeigten, dass die Belichtung in der That die Ursache der Erregung der Tiere gewesen sein musste.

Die Lichtempfindlichkeit des Amphioxus war früher schon von Nüsslin[53]) bemerkt worden, doch sollte man nach den Angaben dieses Forschers einen ganz unbedeutenden Grad an Empfindlichkeit erwarten, während in der That Amphioxus schon auf verhältnismässig kleine Helligkeitszuwächse äusserst lebhaft reagiert. Mehrere hundert Exemplare, die ich im Laufe der Zeit untersucht habe, verhielten sich im wesentlichen alle gleich.

Lässt man eine Schale mit halb im groben Sande vergrabenen Lanzettfischen mit einem undurchsichtigen Deckel bedeckt eine Viertelstunde ruhig stehen und nimmt jetzt den Deckel vorsichtig ab, so zuckt ein grosser Teil der Tiere zurück und versteckt sich. Entsprechend eingerichtete Kontrollversuche (Verwendung eines durchsichtigen Glasdeckels statt des undurchsichtigen Pappdeckels, absichtliche Erzeugung von Geräuschen) beweisen, dass hierbei ausschliesslich die Belichtung und nicht etwa ein accidenteller Reiz, Erschütterung oder Geräusch, das Maassgebende für den Eintritt der Reaktion ist.

Auch bei Belichtung durch Drehung eines hell beleuchteten Spiegels erhält man jenes Resultat.

Stärker und deutlicher sichtbar wird der Reizerfolg, wenn man die Lanzettfische in Seewasser ohne Sand bringt, so dass die Tiere sich nicht verstecken können. Plötzliche Belichtung lässt dann die sämtlichen Exemplare wild durchs Wasser jagen.

Diese Versuche lassen sich, mit Pausen von fünf Minuten, fast beliebig oft wiederholen; die Reaktionen werden bald schwächer, doch tritt eine derartige rasche Gewöhnung, wie bei den Schattenreaktionen der Muscheln und Schnecken, nicht ein.

An den genannten Resultaten wird nichts geändert, wenn man dem Amphioxus die vorderste Körperspitze (mit samt den angeblichen Augen) in der Länge von einigen Millimetern abschneidet. Ja selbst von halbierten Lanzettfischen reagieren beide Hälften noch prompt auf die Belichtung, wenn auch natürlich weniger energisch, weil diesen Bruchstücken die Bewegung erheblich erschwert ist.

Der Wechsel der Beleuchtungsintensität braucht nicht einmal ein bedeutender zu sein, um vorstehende Versuche gelingen zu lassen; es bedarf vor allem nicht direkter Sonnenbestrahlung, sondern schon das diffuse Tageslicht im Zimmer bei bewölktem Himmel reicht aus, um die Reaktion auszulösen. Auch die vorherige Verdunklung braucht keine vollständige zu sein, sondern es genügt die Beschattung durch eine mattgeschliffene Glasscheibe, die später weggezogen wird.

Plötzliche Beschattung bewirkt bei Amphioxus eine nur schwache Reaktion, die auch oft ausbleibt. Immerhin bemerkt man nach einer längeren Zeit völligen Ungestörtseins der Tiere, dass bei plötzlicher Beschattung sich ein Teil derselben versteckt.

6. Protisten.

Der Vollständigkeit halber, und weil ich im vorhergehenden öfters Veranlassung hatte, auf die Lichtempfind-

lichkeit der Protisten einzugehen, seien hier in kurzen Referaten einige der wichtigsten Resultate bezüglich des Lichtsinnes dieser niedersten Lebewesen mitgeteilt. Ich selbst habe an Protisten nicht experimentiert.

Th. W. Engelmann, Ueber Reizung des kontraktilen Protoplasmas durch plötzliche Beleuchtung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. XIX, 1879.

Pelomyxa palustris, ein amöbenartiger Organismus des süssen Wassers ist gegen plötzliche Helligkeitszunahme sehr empfindlich. Die Geschöpfe kriechen im Dunkeln und Halbdunkeln lebhaft umher; sobald aber helles diffuses Tageslicht auf sie fällt, steht die Körnchenbewegung still und der Körper nimmt, wie bei jedem heftigen Reize, Kugelgestalt an.

Bei allmählicher Erhellung werden nur die Bewegungen etwas träger und weniger gleichmässig. Plötzliche Verdunklung wirkte nicht als Reiz, d. h. die Rhizopoden zogen sich dabei nicht zusammen. Eher schienen die Bewegungen sich etwas zu beschleunigen.

Th. W. Engelmann, Ueber Licht- und Farbenperception niederster Organismen. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. XXIX, 1882, S. 387.

Engelmann zeigt in dieser Abhandlung, dass das Licht die Bewegungen niederer Organismen (Protisten) auf dreierlei prinzipiell verschiedene Weise beeinflussen kann, nämlich:

1. direkt vermittelst Aenderung des Gaswechsels ohne nachweisbare Einmischung einer Empfindung;

2. durch Aenderung der Empfindung des Atembedürfnisses infolge Aenderung des Gaswechsels;
3. durch Vermittelung eines vermutlich unserer Lichtempfindung entsprechenden spezifischen Prozesses.

Die 3 Prozesse können auch kombiniert vorkommen. Die erste Wirkungsweise des Lichtes kommt hauptsächlich bei Diatomaceen und Oscillarineen zur Beobachtung. Die Bewegungen dieser Organismen sind an die Anwesenheit freien Sauerstoffs gebunden. Bekommen sie aus der Umgebung keinen freien Sauerstoff, so können die Naviculaceen sich auf Kosten des Sauerstoffs bewegen, den sie selbst im Lichte produzieren. Bei genügender Sauerstoffzufuhr von aussen hat das Licht keinen deutlichen Einfluss auf die Energie der Bewegungen, wohl aber, wenn sie im Dunkel infolge von Sauerstoffmangel ihre Bewegungen eingestellt haben. Mittelst des Mikrospektrums untersucht, zeigte sich das Maximum dieser Lichtwirkung im Rot zwischen den Linien C und B.

Die zweite Art der Lichtwirkung findet sich bei chlorophyllhaltigen Ciliaten (Stentor, Paramaecium etc.). Bei normalem Sauerstoffgehalt des Wassers verhalten sich diese Protisten meist ruhig und reagieren nicht auf Licht. Bei ungenügender Sauerstoffzufuhr von aussen reagieren sie sehr lebhaft und scharf auf Aenderungen der Beleuchtung. An der Grenze zwischen hell und dunkel kehren sie sofort um, wie wenn ihnen das Dunkel unangenehm wäre. Im Mikrospektrum von Gaslicht suchen sie das Rot zwischen den Linien B und C auf.

Auch Erhöhung der Sauerstoffspannung beunruhigt die Paramaecien, sie haben dann die Neigung rückwärts

zu schwimmen. In diesem Zustande regt starke Beleuchtung die Bewegungen energisch an, diese werden ungestüm. Anstatt des Dunkels fliehen sie jetzt das Licht.

Wieder anderer Art ist die Lichtwirkung bei Euglena viridis, Colacium und Trachelomonas. Hier ist die Reaktion in hohem Grade unabhängig von der Sauerstoffspannung. Der Sauerstoffmangel muss schon sehr hochgradig geworden sein, um die Lichtempfindlichkeit stark zu beeinträchtigen. Auch erhöhte Sauerstoffspannung alteriert die Lichtempfindlichkeit nur wenig.

Die Euglenen suchen das Licht und zwar den brechbareren Teil des Spektrums (blau in der Gegend der F-Linie) auf. Vor dem Schatten schrecken sie zurück, und kehren sofort ins Helle zurück. Lässt man einen scharfbegrenzten Schatten von hinten her über eine geradeaus schwimmende Euglena vorrücken, so reagiert das Tier nicht, so lange nicht der vorderste chlorophyllfreie Abschnitt mit dem Pigmentfleck ins Dunkel getaucht wird. Im Augenblicke aber, wo dies geschieht, stockt die Bewegung, die Euglena kehrt um, kurz sie benimmt sich gerade so, wie wenn ihr ganzer Körper plötzlich verdunkelt worden wäre. Die Lichtperception hat also ausschliesslich am chlorophyllfreien Vorderende des Körpers ihren Sitz, und zwar zeigten weitere Untersuchungen, dass die Reaktion auch schon auftritt, ehe der Pigmentfleck ins Dunkle taucht. Es ist also das farblose, durchsichtige Protoplasma am Vorderende der eigentliche Ort der Lichtperception. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass der Pigmentfleck zu dieser Funktion in Beziehung steht, er könnte etwa bei der Bereitung lichtempfindlicher Substanzen von Bedeutung sein.

Uebrigens ist auch bei Paramaecium die vordere Partie des Zellleibes lichtempfindlicher als der übrige Körper.

Th. W. Engelmann, Bacterium photometricum. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Licht- und Farbensinnes. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. XXX, 1883, S. 95.

Bacterium photometricum bewegt sich nur, wenn Licht einwirkt. Der belebende Einfluss des Lichtes beruht nicht auf Sauerstoffentwicklung (das Bacterium scheidet überhaupt im Lichte keinen Sauerstoff aus), auch ist die Sauerstoffspannung von geringem Einfluss auf die Bewegungen. Die anregende Wirkung des Lichtes äussert sich nicht momentan, sondern erst nach merklicher Latenzzeit (photokinetische Induktion), auch besteht photokinetische Nachwirkung. Starkes Licht lässt die Bakterien allmählich zur Ruhe kommen.

Von besonderem Interesse ist die Schreckbewegung bei plötzlicher Verdunkelung. Bei plötzlicher Abschwächung der Helligkeit schiessen die zuvor ruhig umher schwimmenden Bakterien momentan rückwärts, wobei sie sich in einer der gewöhnlichen entgegengesetzten Richtung um ihre Achse drehen. Langsame Verdunkelung hat keine Schreckbewegung zur Folge, dagegen wirken schon sehr kleine negative Helligkeitsschwankungen reizend, wenn sie nur rapide verlaufen. Positive Schwankungen beschleunigen die Bewegungen des Bakteriums in der gewöhnlichen, normalen Richtung. Vor dem Uebertritt aus dem Hellen ins Dunkle schrecken die Bakterien zurück, ein umschriebener hellbeleuchteter Bezirk wirkt daher wie eine Falle für sie.

Im Mikrospektrum sieht man die Bakterien nicht nur an den Grenzen des Spektrums, sondern auch innerhalb desselben, beim Uebergange aus gewissen Farben in benachbarte zurückschrecken. Namentlich beim Uebergang aus Gelb in Rot, aus Ultrarot in Rot und aus dem äussersten ins innere Ultrarot findet dies statt. Infolgedessen häufen sich die Bakterien bald an zwei Stellen des Spektrums an, in einer bestimmten Partie des Ultrarot und dann im Gelb, im Gegensatze zu allen anderen phototaktischen Geschöpfen. Dementsprechend wirken auch die von einer undurchsichtigen Jodlösung durchgelassenen, dunklen Wärmestrahlen stark anregend auf die Bewegungen des Bacterium photometricum.

Weitere Fälle von ausgesprochener Lichtempfindlichkeit bei Protisten teilt M. Verworn ([76], [77]) mit. Untersuchungen an pflanzlichen Schwärmsporen hat Strasburger ([74]) angestellt, an Myxomyceten Stahl ([72]). Eine gute Zusammenstellung der wichtigsten Ergebnisse der Lichtreizversuche an Protisten findet sich in O. Hertwig's Buch „Die Zelle und die Gewebe". (Jena 1893), S. 81—86.

III.

Zusätze.

Zusatz 1.

Lichtempfindlichkeit und Lichtempfindung.

Wenn ich in der vorliegenden Schrift die Beobachtungen von Ryder, Sharp, Drost und Patten über die Reizbarkeit augenloser Tiere durch Schatten bestätigt und mehrfach erweitert habe, und wenn ich dem entsprechend von einem „Lichtsinn augenloser Tiere“ spreche, so darf ich nicht unerwähnt lassen, dass vor wenigen Jahren die Richtigkeit und Zuverlässigkeit der einschlägigen Beobachtungen der genannten Autoren stark angezweifelt und ihre Anschauungsweise als im Prinzip verfehlt bezeichnet worden ist. Diese Kritik ging von B. Rawitz aus, gelegentlich seiner umfangreichen, in drei Teilen erschienenen Untersuchungen über den Mantelrand der Acephalen. Gerade der Umstand, dass es eine höchst verdienstvolle, den Stempel grosser Sorgfalt und Zuverlässigkeit tragende Arbeit ist, in welcher die Zweifel geäussert worden sind, welche auch auf meine vorliegende Schrift Anwendung finden müssten, veranlasst mich, die dort angeregten Fragen noch etwas eingehender zu behandeln.

Was den ersten Punkt betrifft, die Frage der Zuverlässigkeit der Beobachtungen der oben genannten Autoren, so ist zunächst zu bemerken, dass zwar die Angaben von Ryder, Sharp und Patten in der That nur auf mehr gelegentlich gemachten Beobachtungen beruhen, bei welchen Sicherheit gegen Versuchsfehler nicht gegeben ist. Sorgfältiger aber und präcise mitgeteilt sind die Versuche von Drost. Ich gebe mich der Hoffnung hin, dass durch meine in vorliegender Schrift mitgeteilten Versuche die Bedenken auch des Herrn Rawitz gegen das Vorkommen von Beschattungsreaktionen bei augenlosen Tieren zerstreut sein werden.

Die offenbar wenig zahlreichen und nicht zweckmässig angeordneten Versuche, die Rawitz selbst mit negativem Erfolge (ausser bei Pholas) angestellt hat, entbehren einer grossen Zahl von positiven Resultaten gegenüber natürlich der Beweiskraft.

Nun aber der zweite Punkt. Ich stimme Rawitz vollständig zu, wenn er die Angaben von Sharp, Drost und Patten über das Vorkommen von „Augen“ bei den in Rede stehenden Muscheln als nicht zutreffend bezeichnet. Es ist ein zweifelloses Verdienst von Rawitz, hier bezüglich der histiologischen Verhältnisse Klarheit geschafft zu haben. Auf Grund eigener Untersuchungen über den Bau und die Sinnesorgane der Siphonen an verschiedenen Arten von Cardium, Cytherea und Mactra kann ich den Darstellungen Rawitz's nur zustimmen; von Augen ist bei jenen Muscheln nicht zu reden. Ich möchte sogar in einem Punkte noch weiter gehen als Rawitz, indem ich stark bezweifle, dass die Pigmentflecken an einem Teile der Tentakel von Cardium edule spezifische Organe des Lichtsinnes sind (oder wie Rawitz

verlangt: Sitz der Lichtempfindlichkeit sind; die anderen Cardiiden besitzen genau die gleiche Lichtempfindlichkeit, ermangeln aber gänzlich jener pigmentierten Sinnesepithelien. Das Pigment, das sich im Epithel ihrer Siphonen vielfach findet, scheint keine weitere Bedeutung zu haben als die, als Träger der charakteristischen Zeichnung zu dienen (worin wir freilich einen Endzweck noch nicht sehen können).

In einer Art von zusammenfassendem Anhange zum dritten Teile seiner genannten Schrift stellt sich Rawitz die Aufgabe, nachzuweisen, dass von „optischen Empfindungen", von einem „Sehen" bei den augenlosen lichtempfindlichen Muscheln nicht gesprochen werden dürfe. Nach Rawitz liegt vielmehr den Ansichten von Ryder, Sharp, Drost, Patten, Dubois und Willem ein fundamentaler, logischer Irrtum zu Grunde, die Verwechselung von Lichtempfindlichkeit und Lichtempfindung.

Er beruft sich dabei auf folgende Stelle aus J. Müllers Handbuch der Physiologie des Menschen, Bd. II., Buch V., Abschn. I., Kap. I., S. 280

„Es ist hier der Ort, einige falsche Vorstellungen zu widerlegen, die man sich hin und wieder aus Unkenntnis der zum Sehen notwendigen, physikalischen Bedingungen macht. Man stellt sich oft vor, dass es Tiere gäbe, welche Lichtempfindung durch die Haut haben. Es ist nicht zu bezweifeln, dass manche niedere Tiere, welche gegen den Einfluss des Lichtprinzips reagieren, keine Augen haben."

„Was nun die Reaktion niederer Tiere ohne Augen gegen das Licht betrifft, so liegen keine Thatsachen vor, welche beweisen, dass diese Tiere durch die Haut oder die ganze Oberfläche ihres Körpers vom Prinzip des

Lichtstoffes, oder von den Undulationen dieses Prinzips wirklich die Lichtempfindung und nicht eine andere Empfindung haben. Wir empfinden vom Prinzip des Lichtes auch etwas durch die Haut, nämlich Wärme, aber wir haben keine Lichtempfindung davon, deren, wenn wir den Thatsachen folgen wollen, nur der Sehnerv fähig ist.

Von dieser Art mögen die Reaktionen niederer Tiere ohne Augen gegen das Licht sein. . . . . Gruithuisen . . . nimmt an, dass jede dunkle Stelle der Haut einigermaassen mit der Natur eines Sehorganes in Beziehung stehe, weil sie mehr Licht absorbiert. Dies ist offenbar unrichtig; denn die erste Bedingung zum Sehen ist die spezifische Sensibilität des Nerven und dass der zum Sehen dienende Nerv kein Gefühlsnerv sei."

Ich füge noch folgende, von Rawitz nicht citierte Sätze Müllers bei, die zum Verständnisse seiner Anschauung ebenfalls wichtig sind:

S. 281. „Die Notwendigkeit besonderer Nerven mit spezifischer Sensibilität zum Lichtempfinden wird auch durch die wirkliche Existenz von Augen bei vielen der niedersten Tiere erwiesen."

„Ferner beweist gerade der Bau der Augen bei den Würmern, dass selbst zum einfachen Unterscheiden des Tages von der Nacht noch ein besonderer Nerv und ein Organ nötig ist. Denn nach meinen Untersuchungen über den Bau der Augen bei den Anneliden geht hervor, dass die Augen dieser Tiere durchaus keine optischen Werkzeuge für die Sonderung des Lichtes enthalten und also auch nichts bestimmtes unterscheiden können. . . . . Die Natur hat also, wo es auf die blosse Unterscheidung von Tag und Nacht ankommt, noch Organe dazu gebildet, und diese Bedeutung mögen wohl auch die Augen-

punkte der Planarien, Asterien, Rotiferen und Infusorien haben."

Anknüpfend nun an diese Sätze J. Müllers sucht Rawitz darzuthun, dass die augenlosen Muscheln nicht sehen, ja nicht einmal Lichtempfindung haben können. Er definiert zunächst das „Sehen" als eine „durch Licht bedingte Zustandsänderung in besonders differenzierten, epithelialen Elementen, die durch Nervenfasern, welche mit jenen in direkter Verbindung stehen, zu einem Centrum weiter geleitet und dort percipiert wird."

(S. 255) „Zum Sehen gehört aber noch ferner die Konzentrierung der Aufmerksamkeit auf die im Blickfelde des Sehorganes vorhandenen, das Sehorgan erregenden Gegenstände plus der Abstraktion, d. h. der Erkennung eines Objektes ausserhalb des Sehenden. Die optische Erregung allein, ohne die Thätigkeit der sogenannten Psyche, ist noch kein eigentliches Sehen. Wenn man ins Weite stiert, d. h. seine Accommodation auf die Unendlichkeit eingestellt hat, dann werden auf der Netzhaut alle im Bereich der Sehachsen liegenden Objekte abgebildet, wir „sehen" aber noch nicht. Erst wenn die Aufmerksamkeit auf einen Punkt gerichtet wird, die Accommodation also in Thätigkeit tritt, kommt zum blossen Wahrnehmen die Abstraktion hinzu, und erst dann können wir sprechen: „wir sehen"."

Ich kann dem in mehrfacher Hinsicht nicht zustimmen. Accommodation ist kein Erfordernis für das Sehen, denn auch das accommodationslose, aphakische oder durch Atropin accommodationslos gemachte Auge sieht. Auch Aufmerksamkeit und Abstraktion sind keine notwendigen Bestandteile des Sehaktes.

Wenn Rawitz dann weiterhin sagt, von einem Sehen, wie er es eben definierte, könne bei Muscheln nicht die Rede sein, weil ein spezifischer zum Sehen dienender Nerv und spezifische Epithelien nicht vorhanden seien, so ist hiergegen zu bemerken, dass es doch heutzutage gewiss nicht möglich ist, einer Nervenfaser anzusehen, ob sie eine spezifische Sehnervenfaser ist oder nicht, ja nicht einmal von den Nervenendigungen können wir dies behaupten. Die Sinneszellen der Augen vieler Tierklassen haben nichts an sich, was sie mit solcher Sicherheit als lichtempfindende Sinneszellen charakterisiert. In fast allen Fällen ist es nur ihre Lage in einem komplizierten Organe, welches sich durch seine ganze Konfiguration als „Auge" verrät, die uns gestattet, jene Zellen als lichtempfindende Elemente anzusprechen.

Auch kann nicht etwa behauptet werden, die Ursprungsstelle und der morphologische Wert der Siphonerven und Mantelnerven mache es unmöglich oder auch nur unwahrscheinlich, dass sie als periphere Endorgane lichtpercipierende Elemente haben; denn bei anderen Muscheln, Pecten und Arca, versorgen die Mantelrandnerven ganz wohlgebildete Augen. Daraus geht hervor, dass diese Nerven bei den Muscheln im allgemeinen zur Leitung der durch Licht und Schatten erzeugten Erregungen sehr wohl befähigt sein können. Dass sie auch bei manchen augenlosen Muscheln thatsächlich hierzu befähigt sind, musste durch das Experiment gezeigt werden. Das ist ja zur Genüge geschehen.

Rawitz fährt fort: „Aber, so könnte man mir einwenden, wenn bei den genannten Muscheln auch kein wirkliches Sehen stattfindet, so kann doch eine Lichtempfindung, eine Empfindung der „Undulationen des

Prinzips“ vorhanden sein. Dieser Einwand wäre nicht stichhaltig. Damit Licht empfunden werde, müssen die Aetherschwingungen rein, ohne chemische und thermische Nebenwirkungen sich entfalten können. Das ist aber bei Pholas und Cardium unmöglich, weil an den Stellen, welche als die peripheren Sitze der Lichtwahrnehmung betrachtet werden, sich nur Pigmentzellen finden, und diese leiten kein Licht, sondern absorbieren es. Durch die Absorption der Strahlen ist aber die Empfindung des Lichtes — und diese letztere ist die Vorbedingung des Sehens — ausgeschlossen. Damit Licht — Licht bleibt, muss es auf Gebilde treffen, welche die Lichtwellen fortpflanzen, also Gebilde, in denen selber Schwingungen, ähnlich denen des Lichtäthers, hervorgerufen werden können. Wenn aber ein Bestandteil des tierischen Körpers zu dieser Funktion nicht geeignet ist, so ist es das Pigment, welches durch Aufsaugen des Lichtes dessen Schwingungen in ganz andere Bewegungen umsetzt.“

Auch hiergegen ist mancherlei einzuwenden:

1. ist Energieumsatz in dem Sinnesepithel bei Wahrnehmung einer von aussen einwirkenden Energieform nicht nur nichts ungewöhnliches, sondern, man kann wohl sagen, die Regel.

2. pflanzt sich daher das Licht auch nicht im Sehnerven als Licht fort, eine Annahme, welche die weitere zur Folge hätte, dass uns die Sonne gewissermassen durch den Sehnerven ins Gehirn schiene.

3. Absorption der Lichtstrahlen, bezw. eines bestimmten Bruchteiles derselben, im Sinnesepithel ist nicht nur kein Hindernis für ihre Wahrnehmung, sondern ist deren unerlässliche Vorbedingung.

4. ist klar, dass in konsequenter Durchführung der Rawitzschen Gedanken die Energieform Licht als identisch mit der Empfindung Licht angesehen werden müsste, was den heutigen Anschauungen zuwiderläuft. Auch in den oben angeführten Sätzen J. Müllers ist es nicht ganz klar, was es bedeuten soll, wenn gesagt wird: Es liegen keine Thatsachen vor, welche beweisen, dass die augenlosen, aber auf Licht reagierenden Tiere durch die Haut „vom Prinzip des Lichtstoffes, oder von den Undulationen dieses Prinzips wirklich die Lichtempfindung und nicht eine andere Empfindung haben" (wobei von der veralteten Ausdrucksweise natürlich abgesehen werden kann). So wie bei Müller die Worte lauten, kann man allenfalls noch sagen, er habe damit gemeint, es sei noch unsicher, ob bei jenen Tieren das Licht eine spezifische, von den aus anderen Ursachen entspringenden Empfindungen verschiedene Empfindung erzeuge, und ob nicht vielmehr die Lichtempfindlichkeit eine gewissermassen accidentelle Eigenschaft sonstiger Sinnesapparate (Tastorgane z. B.) sei, welche nun auch auf diesen inadäquaten Reiz mit der ihnen spezifischen Empfindung antworten müssten.

Aus dem weiteren Verlaufe der Müllerschen Ausführungen scheint mir aber hervorzugehen, dass auch er sich von der Vorstellung nicht ganz frei gehalten hat, die bei Rawitz deutlich zum Ausdruck kommt, dass es nämlich eine absolute Lichtempfindung gäbe, für deren Zustandekommen die Existenz eines besonders gebauten Sinnesorganes Vorbedingung sei. Wenn auch als denkbar zugestanden werden mag, dass in allen Fällen, wo im Tierreiche ausgeprägte Lichtwahrnehmung vorkommt, die materiellen Vorgänge, welche die Erregung durch

das Licht zur Ursache haben, identisch seien, so ist es damit noch ein grosser Sprung bis zu der Annahme, auch die Lichtempfindung sei überall dieselbe. Abgesehen von der Unmöglichkeit, über die absolute Natur der Empfindungen anderer Wesen überhaupt etwas auszusagen, ist es bei der ausserordentlichen Verschiedenheit der Entwicklung des psychischen Organes, des Centralnervensystems, bei den einzelnen Tieren in hohem Masse unwahrscheinlich, dass das Wesen der Empfindung bei allen identisch oder auch nur ähnlich sei. Die Fähigkeit, Licht wahrzunehmen und speziell schon geringe Helligkeitsschwankungen als Reiz zu empfinden, haftet an der Existenz und Integrität eines geeigneten, peripheren Sinnesorganes, die Natur der Empfindung aber, in welcher sich die Erregung jenes Sinnesorganes durch Licht dem Bewusstsein darstellt, ist durch die Eigenschaften und Funktionsweise des Gehirns (oder seiner Aequivalente bei niederen Tieren) gegeben.

Ich sehe daher nicht ein, warum ein Tier mit Augen Lichtempfindung soll haben können, ein Tier ohne Augen nur Lichtempfindlichkeit. Von vielen Seiten wird zwar für möglich erklärt, dass augenlose Tiere das Licht als Wärme durch die Haut empfinden, nicht aber „als Licht". Die Wärmeempfindung ist doch von der Tastempfindung ebensowohl unterschieden, wie die Lichtempfindung. Warum ist es um soviel wahrscheinlicher, dass die niederen Tiere spezifische Apparate und eine spezifische Empfindung für Perception gerade der Wärmestrahlen im Spectrum besitzen, als dass sie Organe zur Wahrnehmung der stärker brechbaren, leuchtenden und eventuell der ultravioletten Strahlen haben?

Zusatz 2.

Kann der Schatten, die „Negation des Lichtes", als Reiz wirken?

Um festzustellen, ob die Pigmentflecken an den Siphocirrhen der Herzmuschel Cardium edule wirklich als Augen bezeichnet werden dürfen, stellte Drost als Ergänzung zu seinen histologischen Untersuchungen noch Experimente darüber an, ob dieses Tier Helligkeitswechsel wahrzunehmen vermöge. Empfindlichkeit gegen grelle Beleuchtung durch direktes Sonnenlicht konnte Drost nicht bemerken*). „Doch aber ist Cardium edule mit dem geringsten Sehvermögen, der Unterscheidung von Licht und Schatten begabt, wenn auch diese Begabung gewissermassen eine einseitige zu nennen ist. Denn nur bei plötzlichem Ueberschatten scheint es einen Reiz zu spüren, es zieht sofort die Siphonen ein, als ob eine Gefahr ihnen drohe, gerade wie bei der Berührung durch einen fremden Gegenstand .... Wie es für eine erhaltungsmässige Brauchbarkeit des Sehorgans schon die Ueberlegung fordert, wird auch durch einen sehr schwachen Schatten ein Reiz ausgeübt." (Drost[8]), S. 181).

Gegen diese Aeusserung Drosts — die ich, wie den grössten Teil seiner physiologischen Erwägungen über diesen Gegenstand für durchaus zutreffend halte — wendet sich Rawitz ([62]), III, S. 57) mit folgenden Worten:

---

*) Wie aus meinen früher kurz mitgeteilten und oben des näheren beschriebenen Versuchen hervorgeht, besitzen wenigstens Cardium tuberculatum, aculeatum, und oblongum eine deutliche Empfindlichkeit nicht nur gegen direktes Sonnenlicht, sondern auch gegen diffuses Tageslicht.

„Es ist zunächst durchaus irrig, wenn Drost den Schatten als einen Reiz bezeichnet. Ein Reiz kann immer nur von etwas positivem, also in diesem Falle vom Lichte, ausgeübt werden, niemals aber von einer Negation. Und Schatten ist eine Negation, die des Lichtes nämlich; wenn das retinale Pigment bei hochentwickelten Augen sich von den Stäbchen unter dem Einflusse der Dunkelheit zurückzieht, so ist dass nicht das Resultat eines Reizes u. s. w.“

Dieses und ein anderes oben schon gelegentlich (S. 35) erwähntes Bedenken bestimmen Rawitz nun überhaupt, die von Drost über das Sehen von Cardium angestellten Experimente mit Misstrauen zu betrachten. Er leugnet daher mit Bestimmtheit die Fähigkeit aller augenlosen Muscheln, ausser Pholas dactylus, Licht zu empfinden.

Wo der Fehler in Rawitz's Ueberlegung steckt, ist leicht zu sehen. Seinen oben angeführten Sätzen liegt eine Anschauung zu Grunde, die sich an einer anderen Stelle seiner Arbeit noch deutlicher dokumentiert, die Anschauung nämlich, als ob die Reizung eines Sinnesapparates durch Licht in einem Uebergang der Energie der Lichtschwingungen auf den Nerven bestehe.

Das Wesen des Reizes liegt jedoch in der Auslösung von im Sinnesapparate vorhandenen Spannkräften, wobei eine Energieverwandlung nicht nur möglich ist, sondern thatsächlich in wohl allen Fällen eintritt. Die peripheren Organe des Lichtsinnes enthalten, wie man anzunehmen berechtigt ist, Substanzen, welche unter dem Einflusse des Lichtes eine andere Atomkombinationen entstehen lassen als bei Ausschluss des Lichtes. Ebensowohl nun, wie die durch das Licht bewirkte Zerstörung des im

Dunkeln zuvor hergestellten Gleichgewichtes der chemischen Spannkräfte eben als „Licht“ empfunden wird, ebensowohl kann und muss eine (anders geartete) Empfindung auftreten, wenn die unter dem Einflusse des Lichtes sich herstellende Atomgruppierung mit dem Eintritte der Dunkelheit wieder eine Veränderung erfährt, die zur Herstellung des Dunkelzustandes im Sinnesapparate führt. Voraussetzung ist nur, dass das im Sinnesapparat herrschende Gleichgewicht so labil sei, dass der Helligkeitsänderung alsbald die Sinneserregung und damit die Empfindung, bezw. die motorische Reaktion folgen kann. Dass dies für die Hautsinnesorgane der Muscheln nicht zutreffe, durfte von vorneherein ohne Beweis nicht behauptet werden. Das Experiment hat im gegenteiligen Sinne entschieden: Die Hautsinnesorgane mancher Muscheln enthalten thatsächlich die Bedingungen zur Perception des Reizes minimaler Helligkeitsschwankungen im positiven wie im negativen Sinne.

Auch die weiteren Ausführungen von Rawitz liefern keinen Beweis gegen die prinzipielle Möglichkeit der Lichtempfindung augenloser Wesen. Von Pecten giebt er zu, dass sie sehen kann, „weil sie Augen hat“, oder schärfer präzisiert: weil auf ihrer Retina ein Bild entworfen wird. Zur einfachen Lichtempfindung ist aber kein objektives Bild notwendig; eine Retina ohne lichtbrechenden Apparat ist ja an und für sich zur Lichtwahrnehmung gerade so geeignet, wie eine solche mit dioptrisch wirkendem Vorbau, der nur die räumliche Sonderung der einzelnen Lichtpunkte auf der empfindlichen Fläche besorgt.

Zusatz 3.

Die Organe des Lichtsinnes der augenlosen Tiere.

Nachdem wir konstatiert haben, dass zahlreiche Tiere Helligkeitsunterschiede wahrnehmen, — wenn man will — sehen, ohne dass sie das besitzen, was man im morphologischen Sinne Augen nennt, erhebt sich die Frage, welcher Art dann die Organe sind, durch welche jene Lichtwahrnehmung sich vollzieht.

Es besteht in dieser Hinsicht zunächst die Möglichkeit, dass jenen Tieren vom Auge nur der weniger wesentliche Teil, der nicht nervöse Vorbau, d. h. also in der Hauptsache der dioptrische Apparat fehle, der Hauptbestandteil aber, die lichtempfindende Netzhaut durch ein spezifisch der Lichtempfindung angepasstes und ihr allein dienendes Sinnesepithel auch in der Haut der augenlosen lichtempfindenden Tiere vertreten sei. Ein solches Sinnesepithel brauchte man sich nicht einmal als Kontinuum zu denken, wie wir es in der Retina des Menschenauges oder auch in der Retina des linsenlosen Patella-Auges vor uns haben. Es wird in der That der Anschauung vieler Biologen entsprechen, dass im Epithel der lichtempfindlichen Tiere, etwa in der Haut des Amphioxus oder im Epithel der Muschelsiphonen, verschiedenerlei Nervenendorgane verteilt seien, welche sich in die verschiedenen Sinnesfunktionen teilen, derart, dass die einen Sinneszellen der Perception mechanischer Reize dienen, andere der Perception chemischer Reize, wieder andere endlich als Träger des Lichtsinnes funktionieren. Wenn man ein einzelnes, sensibles Nervenendgebilde schon ein Sinnesorgan nennen will, hätte man nach jener Annahme also in der Haut promiscue verteilte, spezifische Sinnes-

organe für Tastsinn, Geschmackssinn und Lichtsinn. Diese Sinnesorgane wären an den ihnen adäquaten Sinnesreiz spezifisch angepasst, d. h. für diesen würden besonders günstige Bedingungen bezüglich seines Zutritts zu dem percipierenden Gebilde, sowie auch bezüglich der Entfaltung seiner Wirksamkeit in diesem gegeben sein, während inadaequate Reize im Gegenteil ungünstige Bedingungen für Zutritt und Wirksamkeit finden würden.

Es müsste aber zweitens der ganze zu einem solchen spezifischen Sinnesorgane gehörige Nervenapparat auch auf den adäquaten Reiz in einer bestimmten, spezifischen Energie antworten; das Centralnervensystem müsste von den verschiedenen spezifischen Sinnesorganen qualitativ verschiedenartige Impulse erhalten, da sonst der Wert der ganzen Einrichtung illusorisch würde. Die notwendige Konsequenz wäre somit die Annahme getrennter Leitungsbahnen und spezifisch verschiedener centraler Erregungsvorgänge, entsprechend den einzelnen spezifischen Endgebilden.

Alle diese Forderungen finden wir bekanntlich in den Sinnesorganen des Menschen und eines grossen Teiles aller Tiere verwirklicht. Die Frage ist: sind sie überall im Tierreiche, wo Sinnesorgane vorkommen, verwirklicht, sind sie es vor allem auch für die sogenannten niederen Sinne, welche wir in der Haut aller wirbellosen Tiere lokalisiert finden?

Wenn die Haut eines Amphioxus, der Sipho einer Muschel sich als Sitz einer hochgradigen Empfindlichkeit für mechanische, für chemische und für Lichtreize ergeben hat, so lässt sich für die Hypothese, dass sich die verschiedenen, dem Aussehen nach oft nicht unterscheidbaren Nervenendorgane in die Perception jener Reizarten teilen und

sich für je eine derselben spezialisieren, offenbar ebensowenig ein exakter Beweis wie eine exakte Widerlegung geben.

Es ist zuzugeben, dass, wenn wir mit unsern jetzigen Hilfsmitteln zuweilen an jenen in Rede stehenden Körperteilen nur einerlei Art von Nervenendorganen feststellen können, die sich voneinander in nichts unterscheiden, damit noch nicht gegeben ist, dass dieselben thatsächlich auch in jeder Hinsicht, auch hinsichtlich der Funktion, untereinander gleich sein müssten. In Wahrheit sehen sich ja fast keine zwei Sinneszellen vollkommen gleich, und welche Unterschiede wesentlich sind, welche unwesentlich, das zu entscheiden, sind wir noch lange nicht in der Lage.

Wenn daher einerseits zugestanden werden muss, dass trotz der scheinbaren Gleichartigkeit der percipierenden Elemente die Existenz einer sie funktionell unterscheidenden, spezifischen Anpassung an bestimmte Reize und einer spezifischen Energie recht wohl denkbar ist, wenn ferner zugestanden werden muss, dass eine solche unsichtbare Differenzierung in manchen Fällen thatsächlich bestehen mag, so muss es auf der anderen Seite doch als in hohem Maasse unwahrscheinlich bezeichnet werden, dass dies die Regel sei. Ich habe daher, in konsequenter Durchführung eines schon von verschiedenen Seiten geäusserten Gedankens, der Hypothese von der Verteilung der Sinnesfunktionen in der Haut niederer Tiere auf verschiedene, spezifische Endapparate die Hypothese der Wechselsinnesorgane entgegengestellt. Nach dieser Hypothese giebt es für die Hautsinnesorgane mancher niederen Tiere nicht nur eine einzige Art adäquaten Reizes, sondern deren mehrere. Auf die nähere Begründung dieser

Theorie, welche aus vergleichend anatomischen Thatsachen herzuleiten ist, kann ich hier nicht eingehen*). Ich möchte nur darauf hinweisen, dass höchst wahrscheinlich auch in den Fällen von Lichtsinn bei augenlosen Tieren in der Haut sich nicht etwa spezifisch lichtempfindende Elemente finden, sondern dass die Organe der Lichtempfindung in vielen Fällen identisch sind mit denjenigen, welche mechanische und chemische Reize percipieren.

Seit wir aus Engelmanns Untersuchungen wissen, dass die einzelne Zelle, wie sie sich uns freilebend in den zahlreichen Gliedern des Protistenstammes zeigt, hochgradige Lichtempfindlichkeit besitzen kann, hat eine solche Annahme, wie die oben von mir gemachte, nichts bedenkliches mehr. Wir sehen, dass gewisse einzellige Wesen ein überraschend feines Wahrnehmungsvermögen für Helligkeitswechsel besitzen, und wissen andererseits, dass diese Zellen auch für die Wirkung mechanischer, chemischer und thermischer Reize empfänglich sind. Warum sollte eine derartige Mehrheit der Funktion nicht auch für gewisse Sinneszellen möglich sein? Wir sehen, dass nicht alle Protisten diese Lichtempfindlichkeit besitzen, und können mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass das Vorhandensein oder Fehlen jener Eigenschaft zu den sonstigen biologischen Eigentümlichkeiten der einzelnen Wesen in enger Beziehung stehen wird. Ebenso ist die Lichtempfindlichkeit nicht Eigenschaft eines jeden Hautsinnesorganes, aber sie konnte sich ausbilden, wo unter den bestehenden Lebensbedingungen dem

*) Vergl. W. A. Nagel, Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe, mit einleitenden Betrachtungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie. Stuttgart 1894.

betreffenden Tiere dadurch eine Förderung geboten wurde.

Worin man sich dabei das Wesen der Lichtempfindlichkeit oder deren Ursache bestehend denkt, ist zunächst gleichgiltig. Die grösste Wahrscheinlichkeit hat wohl die Annahme für sich, dass ein in dem reizaufnehmenden Elemente sich findender, durch Licht chemisch veränderlicher, Körper es sei, durch dessen Beeinflussung der Energieumsatz von den Lichtschwingungen zum nervösen Erregungsvorgange sich abspiele.

Man hat darin, dass ein Sinnesapparat mehrerlei adäquate Reize haben oder auf verschiedene Reizarten abgestimmt sein solle, weniger Schwierigkeit gefunden, als in meiner Vermutung, dass unter Umständen derartige „Wechselsinnesorgane" dem Tiere die Unterscheidung verschiedener Reizarten gestatten, d. h. dass den verschiedenen Reizarten auch verschiedene Erregungsarten entsprechen. Diesen Satz, von Anfang an nur für die höheren Wirbellosen, speziell die Insekten, aufgestellt, halte ich unbedingt aufrecht. Es ist klar, dass, wenn ich den Wechselsinnesorganen jene Fähigkeit zuschreibe, damit für keinen Teil des Sinnesapparates eine Eigenschaft vindiziert wird, welche über die bekannten Eigenschaften der Reizbarkeit der lebendigen Substanz hinausginge. Vor allem soll damit über die subjektive Seite des Vorganges, über das Wesen der Veränderung im Bewusstseinsinhalte gar nichts ausgesagt sein; von diesem Punkte können und müssen wir völlig abstrahieren. Eine Unterscheidung verschiedener Reizqualitäten durch ein und dasselbe Sinnesorgan ist denkbar selbst unter der Voraussetzung, dass der Sinnesapparat nur einer Art von Veränderung (Erregung) fähig sei, diese dabei

als quantitativ abstufbar gedacht. Nun kommt dazu, dass wir mit voller Sicherheit wissen, dass es für gewisse Zellen mindestens zweierlei verschiedene Erregungsformen giebt, die zu einander in einem gewissen gegensätzlichen Verhältnisse stehen. Ich denke dabei vorzugsweise an die Thatsache, dass gewisse Organismen durch bestimmte chemische Reize angelockt, durch andere abgestossen werden, und es für die letzteren keinen Abschwächungsgrad giebt, in welchem auch sie eine anziehende Wirkung entfalten.

Prinzipiell ist es daher auch gar nicht auszuschliessen, dass es etwa in den Sinnesapparaten der Haut lichtempfindlicher Tiere gesonderte Erregungsarten (die moderne Biologie spricht von „Schwingungsformen") für den Lichtreiz und für den chemischen und mechanischen Reiz gebe. Doch liegt gerade in diesem Falle ein zwingender Grund zu jener Annahme nicht vor, es ist vielmehr leicht möglich, dass hier die Hautnervenerregung sich nur graduell abstuft. Nur die Unterscheidung werden wir hier, wie überall, anzunehmen haben, welche die Reize in solche vom Typus des „störenden, beunruhigenden, zu fliehenden" und solche des „nicht störenden, nicht zufliehenden" teilt? Für die Existenz von Erregungen vom Typus des „anziehenden" bei den hier besprochenen Hautsinnesorganen kenne ich keine Beweise. Die Lichtsinnsreaktionen, wie auch die Erfolge mechanischer und chemischer Reizungen lassen sich, wenigstens bei den Muscheln, dem Amphioxus und verschiedenen anderen der angeführten Tiere, sämtlich als Rückzugsreaktionen oder Flucht vor dem störenden Reize auffassen. Bei den Schnecken allerdings kommen Anziehungsreaktionen durch Vermittelung der

Hautsinnesorgane (Geruch, Geschmack) in ausgeprägter Weise vor, doch kann man hier (wenigstens sicher beim Geruchsorgane) auch schon von einer besonderen Differenzierung des Sinnesepithelium an der betreffenden Hautpartie sprechen.

Nicht unmöglich und selbst nicht unwahrscheinlich ist es, dass bei manchen lichtempfindlichen Muschelarten sich ein Teil der Hautsinneszellen für die Lichtempfindlichkeit insofern spezialisiert hat, als diese Eigenschaft in den Vordergrund tritt und vielleicht die Empfindlichkeit für andere Reizarten zurückdrängt. Mancherlei Thatsachen sprechen für ein solches Verhalten, welches somit den ersten Anfang der Bildung von Augenflecken darstellt. Das ist aber noch lange nicht diejenige Spezialisierung, die wir bei Wirbeltieren finden; dass etwa die zu den einzelnen Endapparaten führenden Nervenfasern durch besondere, voneinander abweichende, spezifische, Energien im Sinne J. Müllers in lichtempfindende, druckempfindende, geschmackempfindende u. s. f. geschieden sein sollten, erscheint zum mindesten unwahrscheinlich.

Zusatz 4.

Raphael Dubois' Theorie der Sinnesempfindungen in ihrer Anwendung auf die „dermatoptische Funktion".

In seiner Monographie der Bohrmuschel Pholas dactylus, einem in mehrfacher Hinsicht höchst verdienstvollen Werke, behandelt R. Dubois[11]) in Kapitel V die „dermatoptische Funktion" und zwar mit einer Ausführlichkeit, wie sie in der Untersuchung der Reizungsphänomene an einem wirbellosen Tiere noch kaum jemals zur Anwendung gebracht worden ist. Die Hilfsmittel moderner physiolo-

gischer Technik, vor allem die graphische Methode, sind zum Studium der Reizbewegungen im allgemeinen und der Belichtungsreaktionen im besonderen in ausgiebigem Maasse herangezogen worden. Es ist Dubois hierdurch in der That gelungen, eine Reihe interessanter, physiologischer Thatsachen festzustellen, wenige übrigens, wie ich bemerken will, die nicht die einfache Beobachtug des unter möglichst natürlichen Verhältnissen sich befindenden Tieres auch lehren würde, ja vielleicht in einwandsfreierer Weise lehren würde, als bei der von Dubois verwendeten Methode der Untersuchung mit komplizierten Apparaten. Die Art seiner Versuchsanordnung hat Dubois manche interessante Punkte in dem Verhalten des Tieres völlig entgehen lassen, und die eigentlich biologisch interessanteste Frage nach der Verwertung des Lichtsinnes durch das freilebende Tier hat er nicht einmal berührt.

Ein Grund hierfür mag wohl auch in der einseitigen Beschränkung seiner Untersuchung auf nur diese eine Muschelart liegen. Dass der Lichtsinn augenloser Muscheln je nach der Lebensweise und den sonstigen biologischen Verhältnissen der einzelnen Arten in ausserordentlich wechselnder Ausbildung auftritt, ist Dubois unbekannt geblieben. Er nennt sein Buch eine „vergleichende Anatomie und Physiologie der Bohrmuschel", ich habe aber in dem ganzen Werke keine Andeutung des vergleichenden Standpunktes gefunden, man müsste denn etwa eine solche in der Aufstellung seiner allgemeinen Theorie der Sinne sehen wollen. Daher denn auch die völlige Unkenntnis dessen, was man neuerdings über die Nervenendigungen in der Molluskenhaut festgestellt hat, wobei zufällig Pholas wenig berücksichtigt worden war. Arbeiten, wie die grundlegenden Schriften von Flemming, Boll

Drost u. a. scheinen Dubois gänzlich unbekannt zu sein, er citiert fast nur einige französische Autoren. Nur hierdurch erklären sich auch die merkwürdigen Anschauungen, die Dubois über die Gestaltung des reizaufnehmenden Apparates in der Haut der Bohrmuschelsiphonen äussert. Dieselben gipfeln in der Annahme eines „système avertisseur", eines Uebertragungsmechanismus, welcher den Sinnesreiz den Nerven zuleiten soll, indem er ihn, gleichviel welcher Art der Reiz ursprünglich war, in einen mechanischen Reiz umsetzt. Die Epithelzellen sollen mit kontraktilen Elementen in kontinuierlichem Zusammenhange stehen (élément myoépithélial), die irgendwie gereizte Epithelzelle soll mit Kontraktion ihres kontraktilen Teiles antworten und hierdurch sollen die Nerven gedrückt, also mechanisch gereizt werden. Wie die Nerven nach Dubois' Vorstellung eigentlich endigen, vermag ich aus seiner Darlegung nicht zu entnehmen.

Aehnlich ist nun die Reizübertragung nach Dubois bei allen Sinnesorganen, auch beispielsweise bei den Seh- und Riechorganen selbst der Wirbeltiere und des Menschen. Ueberall muss der Sinnesreiz in einen mechanischen umgewandelt werden, weil der Tastsinn der erste und ursprünglichste Sinn ist.

Was die morphologischen Angaben Dubois' betrifft, welche seiner Theorie zu grunde gelegt sind, so hat Rawitz schon vor mehreren Jahren gezeigt, dass sie nicht zutreffend sind, und mit dem, was über das System der Hautsinnesorgane der Mollusken feststeht, in schroffem Widerspruche sich befinden. Als Rawitz über diesen Gegenstand sich aussprach, war Dubois' Buch über Pholas

noch nicht erschienen, sondern nur dessen kurze vorläufige Mitteilungen in den Comptes rendues. Es war also noch abzuwarten, ob die ausführliche Publikation den Beweis für die behauptete Existenz des „système avertisseur“ bringen würde. Jeder mit der Molluskenhistiologie Vertraute wird mir zugeben, dass dies nicht der Fall ist. Die vorzugsweise auf den Angaben von Boll, Flemming, Rawitz u. a. beruhenden Anschauungen über die Art der Nervenendigung in der Molluskenhaut sind von Dubois in keiner Weise erschüttert.

Es wird vielfach auf die fünfzehn, in schönen Photogravüren ausgeführten Tafeln verwiesen, welche den Zusammenhang von Epithel- und Muskelelementen zeigen sollen. Ich kann jedoch in den Abbildungen weder dieses, noch irgend welches sonstige histiologische Detail erkennen; sie scheinen mir grossenteils nach zu dicken Schnitten gefertigt zu sein. Die Isolationspräparate auf Tafel XV zeigen mehrfach Bilder, welche an die Befunde Flemmings und Drosts erinnern, von Dubois aber offenbar irrtümlich gedeutet sind.

Die experimentelle Grundlage für Dubois' Annahme des système avertisseur liegt darin, dass er die Reaktion der Bohrmuschel auf verschiedenerlei Reize aus zwei Teilen zusammengesetzt fand, einer ersten, meist auf die direkt gereizte Stelle des Sipho beschränkt bleibenden Contraktion des Sipho, auf welche nach einiger Zeit eine Retraktion des ganzen Sipho folgt. Diese Beobachtung kann ich bestätigen, jedoch ist Dubois den Beweis schuldig geblieben, dass die erste Contraktion die Ursache der zweiten sei, wie er behauptet.

Dass in einzelnen Fällen von deutlicher Zusammensetzung einer Reaktion aus zwei Teilen (einer örtlichen

und einer allgemeinen Reaktion) ein derartiger ursächlicher Zusammenhang beider Teile vorkommen könne, möchte ich nicht bestreiten. Speziell bei den früher von mir beschriebenen eigentümlichen Reaktionen der Meduse Carmarina bei Reizung der Randfäden wäre das Bestehen derartiger Beziehungen nicht unmöglich. Eine Verallgemeinerung aber, wie sie Dubois versucht, ist sicherlich unbegründet. Es liegt auch gar kein Grund zu einer solchen Umgestaltung der Sinnesphysiologie vor; warum sollen nur gerade die Elemente des Nervensystems ausschliesslich für mechanischen Reiz empfänglich sein, während die Epithelzellen, die éléments myoépithéliaux, auch andere Reizarten percipieren müssen?

Ich teile die Anschauung von Rawitz, dass bei Pholas, wie bei allen anderen Acephalen, die Perception von Hautreizen verschiedenster Art durch die Sinneszellen vom Flemmingschen Typus mit ihren verschiedenen, geringfügigen Modifikationen erfolgt. Die Annahme des système avertisseur finde ich unbegründet, vom morphologischen, wie vom physiologischen Standpunkte. Das Vorkommen von lokalen Kontraktionen der gereizten Hautpartien neben einer durchs Centralnervensystem vermittelten, weiteren Reaktion (oder auch ohne solche) ist etwas bei Mollusken sehr häufig vorkommendes. Ich habe hierauf früher schon hingewiesen und die Vermutung ausgesprochen, dass es sich hierbei um eine ohne Beteiligung des Centralnervensystemes ablaufende Reizübertragung handle, eine Vermutung, in der ich noch bestärkt wurde durch P. Samassas Entdeckung von nervösen Elementen im Schneckenfühler, welche mit dem Centralnervensystem nicht in direktem Zusammenhange zu stehen schienen.

Das Vorkommen von zweierlei Reaktionsarten des Bohrmuschelsipho erkläre ich mir durch eine gewissermaassen doppelte Reizschwelle, eine absolute, bei welcher zuerst überhaupt eine Reaktion auftritt (u. zw. ist dies die örtliche Zusammenziehung des Sipho), und eine zweite, bei welcher der Reiz das Tier dermaassen beunruhigt, dass es seinen Sipho mit einem kräftigen Ruck verkürzt. Diese letztere Bewegung ist eine ganz allgemeine Schutzbewegung der meisten Siphoniaten und sie ist auch keineswegs an Reizung gerade der Siphohaut gebunden. Wiederholtes Streichen des blossliegenden Fusses oder Mantels mit einem Stäbchen oder Glasfaden hat beispielsweise zunächst die Folge, dass der betreffende Körperteil sich langsam kontrahiert. Dauert die Reizung dann einige Zeit fort oder ist sie gleich von Anfang an ziemlich intensiv gewesen, so folgt auf die örtliche Reaktion nach einigen Sekunden eine plötzliche, meist in mehreren Absätzen verlaufende Verkürzung des Sipho, welcher selbst dabei nicht gereizt worden war.

Bei anderen Muscheln, welche imstande sind, sich vollständig in ihre Schalen zurückzuziehen und so vor jedem Insult zu schützen, folgt auf jede irgendwie stärkere Reizung, gleichviel, an welchem Körperteil sie sich abspielt, die Reaktion des Schalenschlusses. Pholas führt diese Bewegung selten aus, ist auch wegen des unvollkommenen Aneinanderschliessens der Schalenhälften dazu weit weniger befähigt; die zarte zerbrechliche Beschaffenheit der Schalen würde übrigens diesen Schutz manchen Angriffen gegenüber auch fast illusorisch machen. Die eigentümliche Reaktionsweise der Bohrmuschel wird aber verständlich, wenn man bedenkt, dass dieses Tier normalerweise nicht frei im Wasser, sondern in weichen

Steinen eingebohrt lebt; der grösste Teil des Körpers, den die Schale birgt, ist dadurch vor Angriffen überhaupt gesichert, und nur der hervorstehende Sipho ist es, welcher noch eines besonderen Schutzes bedarf. Da derselbe nun, jedenfalls grösstenteils, noch innerhalb des im Steine gebohrten Loches liegt, ist es zu seinem Schutze ausreichend, wenn er, von einem Reize getroffen, sich etwas zurückzieht, wobei er in dem Bohrloch verschwindet. Ein vollständiges Einziehen des Sipho und Schalenschluss könnte dem Tiere kaum grössere Sicherheit geben, als es durch die beschriebene Art der Reaktion besitzt. Schutz gegen kleine Feinde ist ausserdem noch dadurch gegeben, dass die Siphomündungen sich bei jeder Berührung ihres Randes, bezw. der an demselben hervorstehenden Papillen sofort prompt schliessen.

Die Reaktionsweise der Bohrmuschel, die, an dem seiner natürlichen Wohnung entnommenen Tiere beobachtet, unverständlich und zwecklos erscheint, gewinnt bei dieser Betrachtungsweise die Bedeutung einer der Lebensweise des Tieres entsprechenden Anpassungserscheinung.

Zusatz 5.

Die Bedeutung des lichtbrechenden Apparates in niederen Augenformen.

Gegen die Annahme, dass der lichtbrechende Apparat schon in seinen primitiven Formen, wie wir ihn bei niedrig entwickelten Augen finden, der Formwahrnehmung diene, sprechen verschiedene Gründe:

1. ist derselbe oft so unvollkommen gebaut, dass das durch ihn erzeugte Bild nur höchst unscharf sein kann.

Man braucht hierbei nicht einmal an die ganz unvollkommenen dioptrischen Vorrichtungen des Auges des Blutegels und vieler anderer Würmer, ferner des Nautilus zu denken, sondern auch die „einfachen Augen“ der Spinnen, die Punktaugen der Insekten und ihrer Larven haben einen linsenförmigen Körper, aus dessen ungleichmässiger Gestaltung die Unvollkommenheit des erzeugten Bildes zu erschliessen ist*).

2. sind die percipierenden Retinaelemente, wo sie überhaupt zu einer flächenhaften Retina, der ersten Bedingung für Bildperception**), angeordnet sind, häufig relativ wenig zahlreich und plump (ich erinnere an das Auge der Dytiscuslarve, der Spinnen, mancher Medusen (Lizzia)) was ebenfalls der Schärfe der Formwahrnehmung sehr hinderlich ist.

3. steht in vielen Fällen die Linse der Retina sehr nahe, liegt ihr fast unmittelbar an (viele Schnecken und Muscheln), ist ausserdem oft sehr stark gekrümmt, kugelförmig, weshalb die Bilder ausserordentlich klein werden müssen, was bei der relativ geringen Zahl und meist recht plumpen Gestalt der percipierenden Elemente doppelt störend ins Gewicht fällt. Zuweilen kann man sogar den Eindruck erhalten, als ob die Retina innerhalb der Brennweite, zwischen Linse und hinterem Brennpunkte

---

*) Von einem aus starrem, organischem Materiale, wie dem Chitin, bestehenden, lichtbrechenden Körper wird eine derartige Vollkommenheit der Krümmung und der Homogenität nie zu erwarten sein, wie von den aus flüssigen oder halbflüssigen Substanzen bestehenden dioptrischen Apparaten der Wirbeltieraugen, welche aus physikalischen Gründen regelmässig gekrümmte Flächen zu bilden streben.

**) Diese Bedingung ist beispielsweise im Auge des Blutegels, der Daphnien und mancher anderer Würmer und Krebse nicht erfüllt. Hier kann man von einer flächenhaften Retina so wenig sprechen, wie in dem einzelnen „Ommatidium“ der Facettenaugen höherer Kerfe.

derselben liege, in welchem Falle überhaupt kein annähernd scharfes, objektives Bild auf ihr entstehen kann.

4. fehlt in allen diesen Fällen die Möglichkeit der Accommodation, sodass nur Gegenstände in einer ganz bestimmten Entfernung annähernd scharf sich abbilden können, was den Wert eines zur Formwahrnehmung dienenden Apparates wiederum beträchtlich vermindern muss.

5. fehlt es gänzlich an Thatsachen, welche darauf hinweisen, dass die Tiere mit derartig niedrig entwickelten Augen eine etwaige Fähigkeit, die Formen der Gegenstände wahrzunehmen, thatsächlich verwerten, viele Beobachtungen sprechen vielmehr dagegen und zeigen die Mangelhaftigkeit des Unterscheidungsvermögens dieser Tiere für Formen.

Ich denke hierbei namentlich an die Punktaugen der Insekten, die zahlreichen, primitiven Augenformen niederer Krebse, vieler Spinnen und Tausendfüsse, ferner an die Augenflecke vieler Würmer, Cölenteraten und Echinodermen; auch viele Molluskenaugen wären hierherzuzählen, z. B. alle Muschelaugen und die Augen mancher Schnecken. Auf der anderen Seite ist es zweifellos, dass die Facettenaugen der Insekten und Krebse die Formwahrnehmung in ziemlich vollkommener Weise gestatten, desgleichen die Augen vieler Cephalopoden. Dem Baue nach zu urteilen, werden auch die Augen mancher Schnecken, beispielsweise unserer Helix-Arten, die Augen mariner Ringelwürmer (Alciopa) und anderer freibeweglicher Tiere zur Perception von einigermassen scharfen Bildern tauglich sein.

Unter der Voraussetzung, dass die lichtbrechenden Körper der oben erwähnten niederen Augenformen nicht

dem Formensehen, sondern nur der Lichtsammmlung, der Wahrnehmung der Bewegung der Objekte und deren Lage im Blickfelde dienen sollen, sind die angeführten Mängel des dioptrischen Apparates bedeutungslos. Dass Tiere mit derartigen Augen den augenlosen im Sehen von Bewegungen überlegen sein und diese Fähigkeit wohl auch benutzen werden, lehrt eine einfache Ueberlegung, lehrt aber auch das Experiment und die Beobachtung der lebenden Tiere. Es sei AB in Figur 1 ein lichtempfindliches Sinnesepithel ohne lichtbrechenden Apparat. Ob ein Lichtstrahl in der Richtung DC oder EC auffällt, wird für das Tier im allgemeinen nicht wahrnehmbar sein*). Auch wenn man sich das Epithel von diffusem Licht bestrahlt denkt, und D und E schattenwerfende Körper sein sollen, wird das Epithel dieselben nicht räumlich getrennt wahrnehmen, es wird auch nicht fähig sein, wahrzunehmen, wenn ein schattenwerfender Körper sich von D nach E bewegt. In geringem Maasse wird eine derartige Wahrnehmung möglich sein, wenn von einer circumcripten Lichtquelle aus annähernd parallelstrahliges Licht auffällt.

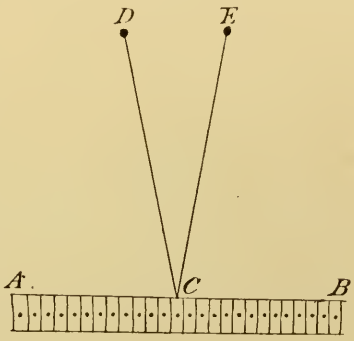

Fig. 1.

*) Pigmenteinscheidung der einzelnen Sinneszellen oder andere in ähnlicher Weise wirkende Vorrichtungen im Epithel selbst könnten bewirken, dass senkrecht auffallendes Licht stärker wirkte als schief auffallendes. Eine Orientierung im Raum, die Wahrnehmung der Richtung, aus welcher ein Lichtstrahl kommt, oder wo sich ein schattenwerfender Körper befindet, wäre damit noch nicht ermöglicht.

Befindet sich aber, wie in Figur 2, ein lichtbrechender Körper vor dem Sinnesepithel AB, so fällt das Bild der beiden Lichtpunkte oder schattenwerfenden Körper D und E auf zwei ganz verschiedene Punkte C und C'. Besitzt also der Sinnesapparat die Eigenschaft, dass die Reizung räumlich getrennter Punkte seines Sinnesepithels verschieden empfunden wird, besitzt das Sinnesepithel mit anderen Worten einen Raumsinn — man gestatte den abkürzenden Ausdruck — so wird das Wandern des Objektes von D nach E, bezw. seines Bildes von C nach C' empfunden werden können, selbst wenn das Bild ein verschwommenes ist. Es werden dabei successive verschiedene empfindende Elemente in Thätigkeit treten.

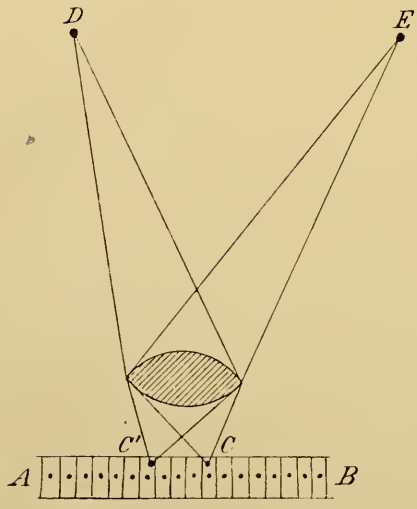

Fig. 2.

Andeutungsweise wird eine derartige Wahrnehmung auch von einem freiliegenden, einfachen Sinnesepithel vermittelt werden können, wenn dasselbe nicht eben, sondern im Raume stark gekrümmt ist (wie beispielsweise an den Muschelsiphonen und Schneckenfühlern).

Das Wandern des Lichtpunktes (oder — diffus von allen Seiten auffallendes Licht vorausgesetzt — des schattenwerfenden Körpers) in Fig. 3 wird successive verschiedene Gebiete des Sinnesepithels erregen und daher wahrgenommen werden. Voraussichtlich werden jedoch auf

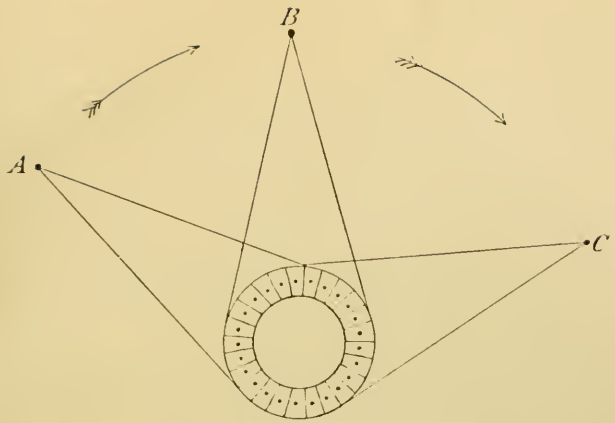

Fig. 3.

diese Weise nur grössere Verschiebungen des Objektes wahrgenommen werden können, und überhaupt werden die für das Zustandekommen einer derartigen Bewegungswahrnehmung günstigen Bedingungen, die sich leicht von selbst ergeben, nur äusserst selten sich verwirklicht finden.

Lichtsammelnd, nach Art einer Beleuchtungslinse oder Schusterkugel, — man verzeihe den trivialen Vergleich — wird der dioptrische Apparat hauptsächlich bei solchen Tieren zu wirken haben, die in sehr schwach erhellter Umgebung leben, also vorzugsweise Tiefseetieren und wohl auch Höhlentieren. Bei ihnen könnte die Bedeutung einer Linse darin liegen, dass ein an und für sich unwirksamer, schwacher Lichtreiz durch Koncentration eines grösseren Strahlenbündels auf einen kleinen Punkt über die Schwelle der Wahrnehmbarkeit gehoben wird. Ob dies thatsächlich vorkommt, weiss ich nicht; es dürfte schwer zu ermitteln sein.

Litteraturverzeichnis.

1) Aderhold, Beitrag zur Kenntnis richtender Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 1888.
2) Boll, F., Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Arch. f. Mikr. Anat. 1869. Suppl.
3) Bronn, H. G., Die Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. II Strahlentiere. Leipzig 1859, S. 2.
4) Carrière, J., Die Sehorgane der Tiere. München und Leipzig 1885. [Carrières Werk ist dasjenige, welches wohl die beste Uebersicht über den Bau der Augen der verschiedenen Tierklassen giebt. Auch die niederen Augenformen sind berücksichtigt. Manches von den Angaben Carrières ist durch neuere Untersuchungen überholt und entsprechend zu modifizieren].
5) Chun, C., Leuchtorgane und Facettenauge. Ein Beitrag zur Theorie des Sehens in grossen Meerestiefen. Biol. Centralbl. XIII, 1893, S. 544—571.
6) Darwin, Ch., The formation of vegetable mould through the action of worms with observations on their habits. London 1881.
7) Driesch, H., Heliotropismus bei Hydroidpolypen. Zool. Jahrb., Bd. V, 1890.
8) Drost, K., Ueber das Nervensystem und die Sinnesepithelien der Herzmuschel (Cardium edule L.) nebst einigen Mitteilungen über den histologischen Bau ihres Mantels und ihrer Siphonen. Morph. Jahrbuch, herausgeg. von Gegenbaur, Bd. XII, 1887, S. 163—202.
9) Dubois, R., Sur le mécanisme des fonctions photodermatiques et photogéniques dans le siphon du Pholas dactylus. Compt. rend. t. CIX, p. 233 et p. 326.
10) Dubois, R., Sur la perception des radiations lumineuses par la peau. Compt. rend. t. CX, p. 358—360.
11) Dubois, R., Anatomie et physiologie comparées de la Pholade dactyle etc. Paris 1892.
12) Emmert, E., Die Organe des Sehens in den verschiedenen Tierkreisen (Vortrag). Bern 1872.
13) Engelmann, Th. W., Ueber Reizung kontraktilen Protoplasmas durch plötzliche Beleuchtung. Arch. f. d. ges. Physiol. v. Pflüger, Bd. XIX, 1879.

14) Engelmann, Th. W., Ueber Licht- und Farbenperception niederster Organismen. Arch. f. d. ges. Physiol. von Pflüger, Bd. XXIX, 1882, S. 387.
15) Engelmann, Th. W., Bacterium photometricum. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Licht- und Farbensinnes. Arch. f. d. ges. Physiol. von Pflüger, Bd. XXX, 1883, S. 95.
16) Fischer, Description d'une nouvelle espèce du genre Edwardsia Quatrefages. Bull. Soc. Z. France 13. an., p. 22—23.
— Contribution à l'Actinologie française. Arch. Zool. expérim. et génér. (2) t. 5, p. 381—442.
17a) Flemming, W., Die haaretragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. Arch. f. Mikr. Anat., Bd. V, p. 415.
17b) — Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken. ibid. Bd. VI.
18) Fraisse, P., Ueber Molluskenaugen mit embryonalem Typus. Habilitationsschrift. Leipzig 1880.
19) Garner, R., On the nervous system of molluscous animals. Transactions Linn. Soc. Vol. XVII, part. IV, p. 485 ff. London 1834. [Augen bei Pecten, Spondylus und Ostrea.]
20) Graber, V., Fundamentalversuche über die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit augenloser und geblendeter Tiere. Sitz.-Ber. d. math.-naturwiss. Kl. d. K. K. Akad. Wien 1883, Bd. LXXXVII, Abteil. 1, S. 201.
21) Graber, V., Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Tiere. Prag und Leipzig (Tempsky) 1884.
22) Graber, V., Ueber die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit einiger Meertiere. Sitz.-Ber. d. math.-naturwiss. Kl. d. K. K. Akad. Wien 1885. Bd. XCI, Abteil. I, p. 141.
23) Grube, A. E., Ueber Augen bei Muscheln. Müllers Arch. f. Anat. und Physiol. 1840, p. 23 ff.
24) Haeckel, E., Ueber Ursprung und Entwickelung der Sinneswerkzeuge. Kosmos, Bd. IV, 1878—79, p. 20—32, 99—114.
25) Hasse, C., Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus. Morphol. Jahrbuch v. Gegenbaur, Bd. I, 2, 1875. (H. beschreibt eine Art einfachen „Auges" im Epithel des Vorderendes, bestehend aus Zellen mit dicker, stark lichtbrechender Cuticula.)
26) Helmholtz, H. v., Handbuch der physiologischen Optik. Zweite Aufl. 1886. § 1. Formen des Sehorganes im allgemeinen, S. 3.
27) Hertwig, O. und R., Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen, monographisch dargestellt. Leipzig (Vogel) 1878.
28) Hertwig, O., Die Zelle und die Gewebe. Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie. Jena 1893. S. 81—86 Lichtreize.
29) Hoffmeister, W., Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer. Braunschweig 1845, p. 18.
30) Joseph, G., Ueber das Zusammentreffen von teilweisem und gänzlichem Lichtmangel mit Lageveränderung, Verkümmerung, Vermehrung der Zahl, Verlust und Ersatz der Sehorgane. Sitzung (vom 10. Novbr. 1875) der schles. Gesellsch. für vaterländ. Kultur. Naturwissensch. Sektion.
31) Jourdan, E., Recherches zoologiques et histologiques sur les zoanthaires du Golfe de Marsaille. Annal. d. Scienc. nat. Zoologie. 6e sér., t. 10, p. 28, 1880.

32) Jourdan, E., Die Sinne und Sinnesorgane der niederen Tiere. Deutsch von W. Marshall. Webers naturwiss. Bibliothek, Bd. III, 1891.
33) Klebs, Ueber die Bewegung und Schleimbildung der Desmidiaceen. Biolog. Centralbl., Bd. V.
34) Koranyi, A. v., Ueber die Reizbarkeit der Froschhaut gegen Licht und Wärme. Centralbl. f. Physiol., Bd. VI, 1893, S. 6.
35) Krohn, A., Ueber augenähnliche Organe bei Pecten und Spondylus. Müllers Arch. f. Anat. und Physiol. 1840, p. 341 ff.
36) de Lacaze-Duthiers, Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. Troisième partie. Annal. Scienc. nat. Zoologie. 4e ser., t. 8, p. 25, 1857.
37) Leydig, F., Die Augen und neue Sinnesorgane der Egel. Arch. f. Anat. und Physiol., Jahrg. 1861.
38) Loeb, J., Der Heliotropismus der Tiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg 1890.
39) Loeb J., Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus der Tiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen (heliotropische Krümmungen bei Tieren). Arch. f. d. ges. Physiol. von Pflüger, Bd. XLVII, 1890, p. 391.
40) Marshall, W., Die Ontogenie von Reniera filigrana. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. XXVII, p. 225, 1882.
41) Mereschkowsky, Les crustacées inférieures distinguent-ils les couleurs? Compt. rend, t. 93, p. 1160—1161. Ref. von B. Vetter in Kosmos 1882, S. 67—68.
[Larven von Balanus und Dias unterscheiden die Farben nicht, besitzen dagegen ein ausgeprägtes Unterscheidungsvermögen für die verschiedenen Helligkeitsgrade.]
42) Merkel, F., Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Rostock 1880.
[Hier auch weitere Litteratur über die sogenannten „Augen" des Amphioxus.]
43) Milne Edwards, H., Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. T. XII, 1874.
44) Moseley, N. N., On the presence of eyes in the shells of certain Chitonidae etc. Quatr. Journ. Micr. Soc. 1885, p. 26. Referat von W. Marshall im Biol. Centralbl. 1886, p. 141.
45) Müller, J., Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. 1826, S. 308.
46) Müller, J., Handbuch der Physiologie des Menschen. Koblenz 1840. Bd. II, S. 276. Von den möglichen Arten der Sehorgane.
47) Müller, W., Ueber die Stammesentwickelung des Sehorganes der Wirbeltiere. Beitr. z. Anat. und Physiol. Festgabe f. C. Ludwig, 1874.
48) Nagel, W. A., Die niederen Sinne der Insekten. Diss. Tübingen 1892.
49) Nagel, W. A., Beobachtungen über den Lichtsinn augenloser Muscheln. Biolog. Centralbl., Bd. XIV, Nr. 11, 1894.
50) Nagel, W. A., Ein Beitrag zur Kenntnis des Lichtsinnes augenloser Tiere. Biolog. Centralbl., Bd. XIV, Nr. 22, 1894.
51) Nagel, W. A., Experimentelle sinnesphysiologische Untersuchungen an Cölenteraten. Arch. f. d. ges. Physiol. von Pflüger, Bd. LVII, 1894.
52) Nagel, W. A., Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe,

mit einleitenden Betrachtungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie. Preisschrift. Bibliotheca zoologica, Heft 18. Stuttgart (Nägele), 1894.
53) Nüsslin, O., Zur Kritik des Amphioxusauges. Diss. Tübingen 1877.
54) Patten, W., Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitteil. Zool. Station Neapel, Bd. VI, 1886.
55) Purcell, F., Ueber den Bau der Phalangidenaugen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LVIII, 1894.
[Litteraturverzeichnis über Spinnen- und sonstige Arthropodenaugen.]
56) Plateau, F., Recherches sur les crustacées d'eau douce de Belgique. Mém. de l'acad. roy. de Belgique. Savants étrangers, t. 34, p. 5, 1868.
57) Plateau, F., Recherches sur la perception de la lumière par les myriopodes aveugles. Journal de l'anat. et physiol. etc. dir. par G. Pouchet. Bd. XXII, 1886, S. 431—457.
58) Pouchet, G., De l'influence de la lumière sur les larves de Diptères privées d'organes extérieurs de la vision. Revue et magasin de zoologie etc. 1871—72.
59) Pouchet, G., D'un oeil véritable chez les protozoaires. Compt. rend. Soc. Biologie, 8e série t. I, n° 36, p. 593, 1884.
60) Ranke, J., Beiträge zur Lehre von den Uebergangssinnesorganen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXV, 1875.
61) Rapp, W., Untersuchungen über den Bau einiger Polypen des mittelländischen Meeres. Nova. Acta. Acad. naturae curiosorum. Bd. XIV, part. II, p. 648, Bonnae 1829.
62) Rawitz, B., Der Mantelrand der Acephalen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Teil I, Bd. 22. 1888. Teil II, Bd. 24, 1890. Teil III, Bd. 27, 1892.
63) Rawitz, B., Artikel: „Auge (vergleichend anatomisch)" in Gad's propädeutischem Lexikon.
64) Romanes, G. J., Preliminary Observations on the locomotor system of Medusae. Philos. Trans. Royal Soc. London, 1876. Vol. 166, part. I, p. 296.
65) Romanes, G. J., and Ewart, J. C., Observations on the locomotor system of Echinodermata. Philos. Trans. Royal Soc. London. Vol. 172, 1881, part. III, p. 855.
66) Ryder, J. A., Primitive visual organs. Science Vol. 2, 1883.
67) Samassa, P., Ueber die Nerven des augentragenden Fühlers von Helix pomatia. Zoolog. Jahrb. v. Spengel, Bd. VII.
68) Sharp, B., On visual organs in Solen. Proceed. of Acad. Nat. Sc. of Philadelphia 1883, p. 248—249. Philadelphia 1884.
69) Sharp, B., On the visual organs in Lamellibranchiata. Mitteil. Zool. Station Neapel. Jahrg. 1884, Heft IV.
70) Sharp, B., On the eye of Pecten. Proceed. of. Acad. Nat. Sc. of Philadelphia 1886, p. 61—62. „Sharp glaubt, die Augen von Pecten seien Leuchtorgane und dienen zum Erwerb der Nahrung. Er findet es natürlich, dass Organe, welche zum Ausstrahlen von Licht dienen, ebenso gebaut sind wie die Sehorgane, welche zum Auffangen des Lichtes dienen" (aus dem zoolog. Jahresber. 1886).
71) Simroth, H., Ueber die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichtiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXVI, 1876.

72) Stahl, Zur Biologie der Myxomyceten. Botan. Zeitung 1884. (Heliotropismus bei Aethaliumplasmodien.)
73) Stieda, Studien über den Amphioxus lanceolatus. Mém. Acad. St. Pétersbourg. Sér. VII, t. XIX. [St. vermisst Augen bei Amphioxus].
74) Strasburger, E., Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. 1878.
75) Trembley, A., Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce. etc. 1er mém., p. 11 et p. 66. Leyde 1747.
76) Verworn, M., Psychophysiologische Protistenstudien. Jena 1889.
77) Verworn, M., Allgemeine Physiologie. Jena 1895. S. „Die Wirkung photischer Reizung", S. 389—396 u. „Der Heliotropismus", S. 434—439.
78) Will, Ueber die Augen der Bivalven und Ascidien. Frorieps neue Notizen a. d. Geb. d. Nat., Nr. 622. Weimar 1844. [Will beschreibt eingehend die „Augen" zahlreicher Muscheln und Ascidien. Kritische Nachuntersuchung hat jedoch von seinen Resultaten so gut wie nichts bestehen lassen.]
79) Willem, V., La vision chez les Gastropodes Pulmonés. Compt. rend. t. 112, n°. 4, 1891.
80) Willem, V., Sur les perceptions dermatoptiques (Résumé historique et critique). Bulletin scientif. France et Belgique, t. 23, 1891.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

QP481 N13
Nagel
Der lichtsinn augenloser tiere